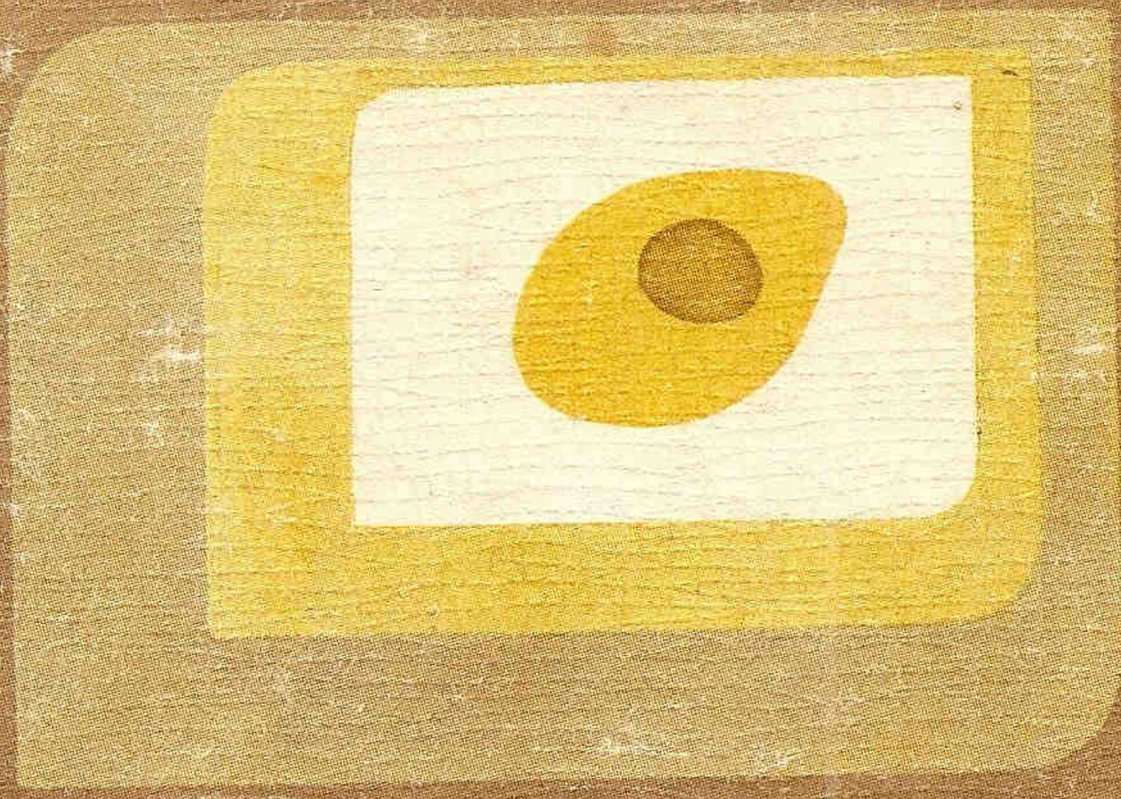
BIOLOGIE GENERALĂ

MATERIALE PENTRU PERFECȚIONAREA PROFESORILOR



BIOLOGIE GENERALĂ

MATERIALE PENTRU PERFECȚIONAREA PROFESORILOR

EDITURA DIDACTICĂ ȘI PEDAGOGICĂ
BUCUREȘTI – 1983

Coordonatori : conf. dr. docent : **D. MIȘCA-LENCU,** conf. dr. **ȘT. KISS**, prof. dr. **C. TOMA**

Autori :

Universitatea București :
conf. dr. M. ANDREI, prof. dr. I. ANGHEL, prof. dr. docent N. BOTNARIUC, lector dr. I. CRISTUREAN, lector dr. L. GAVRILĂ, lector dr. *VENERA IONESCU*, conf. dr. docent MATILDA LĂCĂTUȘU, lector dr. FLORICA MAILAT, conf. dr. docent D. MIȘCALENCU, lector dr. MARIA NĂSTĂSESCU, lector dr. GH. NĂSTĂSESCU, conf. dr. C. PICOȘ, lector dr. ALEXANDRINA POPESCU, prof. dr. docent P. RAICU, conf. dr. GR. STRUNGARU, lector dr. MARIA SUCIU, asist. dr. IRINA TEODORESCU, lector dr. CONSTANȚA TUDOR.

Universitatea „Babeș-Bolyai" din Cluj-Napoca :
cercetător dr. ADRIANA BARNA, conf. dr. ANA FABIAN, prof. dr. I. HODIȘAN, conf. dr. ȘT. KISS, cercetător pr. dr. FR. NAGY-TÓTH, conf. dr. I. OROS, prof. dr. T. PERSECĂ, prof. dr. I. POP, conf. dr. M. POP.

Universitatea „Al. I. Cuza" din Iași :
conf. dr. GH. DIMITRIU, lector dr. V. HEFCO, conf. dr. D. RAIANU, prof. dr. LIBERTINA SOLOMON, prof. dr. C. TOMA, conf. dr. N. VALENCIUC.

Redactor : prof. AURELIA ANDREI
Tehnoredactor : OTTO PARASCHIV-NECȘOIU
Coperta : DORIN DUMITRESCU

Liceul
24.06.85
Constanța

CUPRINS

TEME PENTRU PERFECȚIONARE

I. **Viroizii (Șt. Kiss)** 5

II. **Țesuturile conducătoare. Structura și evoluția stelului (C. Toma)** . 10

III. **Originea și evoluția florii (I. Pop și I. Hodișan)** 25

IV. **Principalii paraziți la om și animale, importanța. Metode de combatere (Libertina Solomon)** 33

V. **Corelații între funcțiile sistemelor circulator și respirator în seria nevertebrate (Libertina Solomon)** 50

VI. **Entomofagii, metode de creștere în laborator și protejarea lor în natură (Matilda Lăcătușu și Constanța Tudor)** 65

VII. **Dăunătorii animali și combaterea lor integrată (Irina Teodorescu)** . 74

VIII. **Potențialele de membrană, mesajul nervos și transmiterea sinaptică G. Strungaru)** 83

IX. **Nervii cranieni și parasimpaticul cranian la om (D. Mișcalencu . și Florica Mailat)** 112

X. **Poikilotermie, homeotermie, heterotermie (Gh. Năstăsescu)** . . 137

XI. **Sistemul hipotalamo-hipofizar (V. Hefco)** 146

XII. **Formația reticulată (M. Pop)** 160

XIII. **Respirația celulară și mecanismele transformării energiei în celulă (Gh. Dimitriu)** 178

XIV. **Arhitectura moleculară a cromozomilor și genelor de tip eucariot (P. Raicu)** 189

XV. **Procesul reparator (I. Anghel)** 211

XVI. **Ingineria genetică (L. Gavrilă)** 229

XVII. **Concepția sistemică și unele probleme critice ale evoluționismului (N. Botnariuc)** 242

XVIII. **Factorii evoluției biologice (T. Persecă)** 256

XIX. **Acvacultura și perspectivele ei (I. Oros)** 266

DEFINITIVARE ÎN ÎNVĂȚĂMÎNT

XX. **Reproducerea la plante și unele aspecte ale structurii gameților (M. Andrei)** 278

XX. **Originea și evoluția plantelor în concepțiile moderne (I. Cristurean)** 292

XXII. **Principalele tipuri de cicluri de dezvoltare și importanța lor pentru explicarea evoluției plantelor (Venera Ionescu)** 304

XXIII. **Reducerea CO_2 și transformarea energiei luminoase în energie chimică (O. Raianu)** 319

XXIV. **Evoluția sistemelor respirator și circulator în seria vertebratelor (N. Valenciuc)** 335

XXV. **Aspecte ale filogeniei protozoarelor și metazoarelor nevertebrate (Maria Suciu și Maria Năstăsescu)** 356

XXVI. **Originea și evoluția vertebratelor (Alexandrina Popescu)** . . . 369

XXVII. **Fiziologia și biochimia vederii (V. Hefco)** 385

XXVIII. **Homeostazia (C. Picoș)** 402

XXIX. **Procese biochimice în reglarea raporturilor ecofiziologice ale plantelor (mecanisme de adaptare biologică) (Ana Fabian, Fr. Nagy-Tóth și Adriana Barna)** 411

I. VIROIZII

Viroizii sînt agenți patogeni infecțioși subvirali. Ei sînt cei mai mici agenți patogeni infecțioși capabili de replicare în organismele gazdă.

Viroizii sînt molecule de ARN cu greutate moleculară mică (110 000—127 000 daltoni) care nu se încapsidează niciodată. În consecință, noțiunea de viroid este identică cu noțiunea de ARN viroidal.

Din cele arătate rezultă că viroizii se disting de virusuri prin două caractere :

1. Viroizii, acești acizi ribonucleici infecțioși, deși au o greutate moleculară numai atît de mică, sînt capabili de replicare. În același timp, acizii nucleici virali capabili de replicare au o greutate moleculară de minimum 1 milion daltoni. Este adevărat că greutatea moleculară a ARN la virusurile satelit este sub 1 milion daltoni (de ex. greutatea moleculară a ARN de la virusul satelit al virusului necrozei tutunului este numai de 400 000 daltoni), dar virusurile satelit sînt incapabile de replicare în absența virusurilor asociate (a virusurilor helper*). Datorită dimensiunii lor mici, viroizii sînt mult mai rezistenți la acțiunea inactivantă a căldurii, a razelor ultraviolete și a radiațiilor ionizante decît acizii nucleici virali.

2. Viroizii sînt molecule de ARN care nu se încapsidează niciodată ; nu conțin proteine, sînt „nuzi", în timp ce virionii maturi au întotdeauna capsidă ; virusurile constituie acizi nucleici nuzi numai în faza de eclipsă a multiplicării lor.

Descoperirea primului viroid este meritul lui T. O. D i e n e r. Acest viroid este agentul cauzal al unei boli a cartofului [potato spindle tuber** (tuberculul în formă de fus al cartofului)]. Primele date ale lui T. O. D i e n e r privind existența viroidului tuberculului în formă de fus al cartofului (PSTV) au fost publicate în 1967, iar primele micrografii electronice vizualizînd viroidul au apărut în 1973. În figura I.1 se redă o micrografie electronică a PSTV.

În prezent se cunosc și alte boli viroidale, toate afectînd anumite plante superioare : o boală a citricelor [citrus exocortis (exfolirea scoarței citricelor)], două boli ale crizantemei [chrysanthemum stunt*** și chrysanthemum chlorotic mottle**** (nanismul și împestrițarea clorotică a crizantemei)], o boală a castravetelui [cucumber pale fruit***** (cloroza castra-

---

* De la engl. *helper* — ajutător.

** De la engl. *potato* — cartof ; *spindle* — fus ; *tuber* — tubercul.

*** De la engl. *stunt* — oprire în creștere, nanism.

**** De la engl. *mottle* — împestrițare.

***** De la engl. *cucumber* — castravete ; *pale* — palid, pal ; *fruit* — fructe.

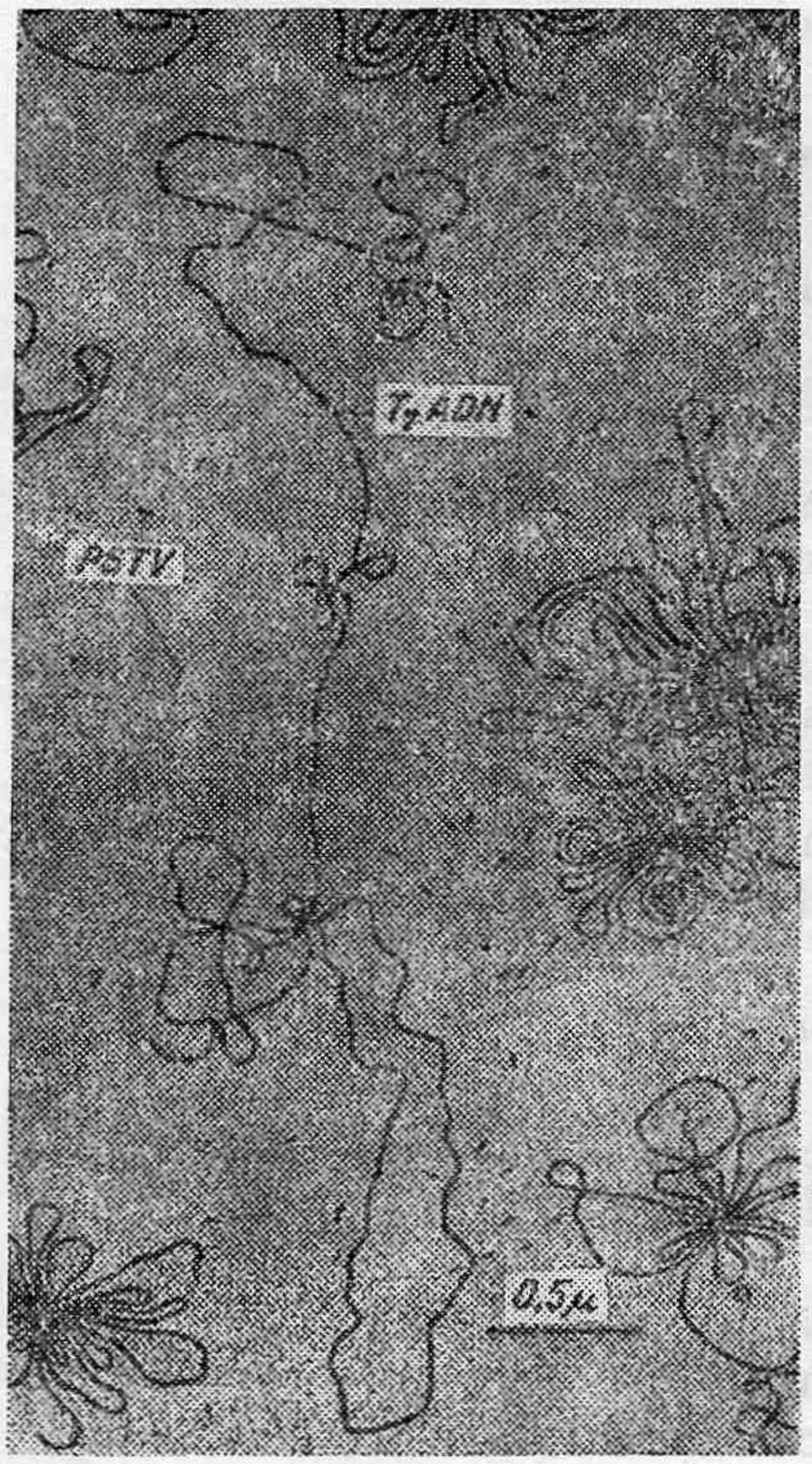


Fig. I.1. Micrografia electronică a viroidului tuberculului în formă de fus al cartofului (PSTV), amestecat cu ADN dublucatenar al colifagului T7 (T_7 DNA).

Viroidul apare ca un bastonaș scurt (50 nm), de circa 280 de ori mai scurt decît filamentul dublucatenar al ADN fagic, dar are o grosime similară cu a filamentului dublucatenar (T. Koller și J. M. Sogo; imagine preluată din cartea lui K. M. Smith și D. A. Ritchie, 1980).

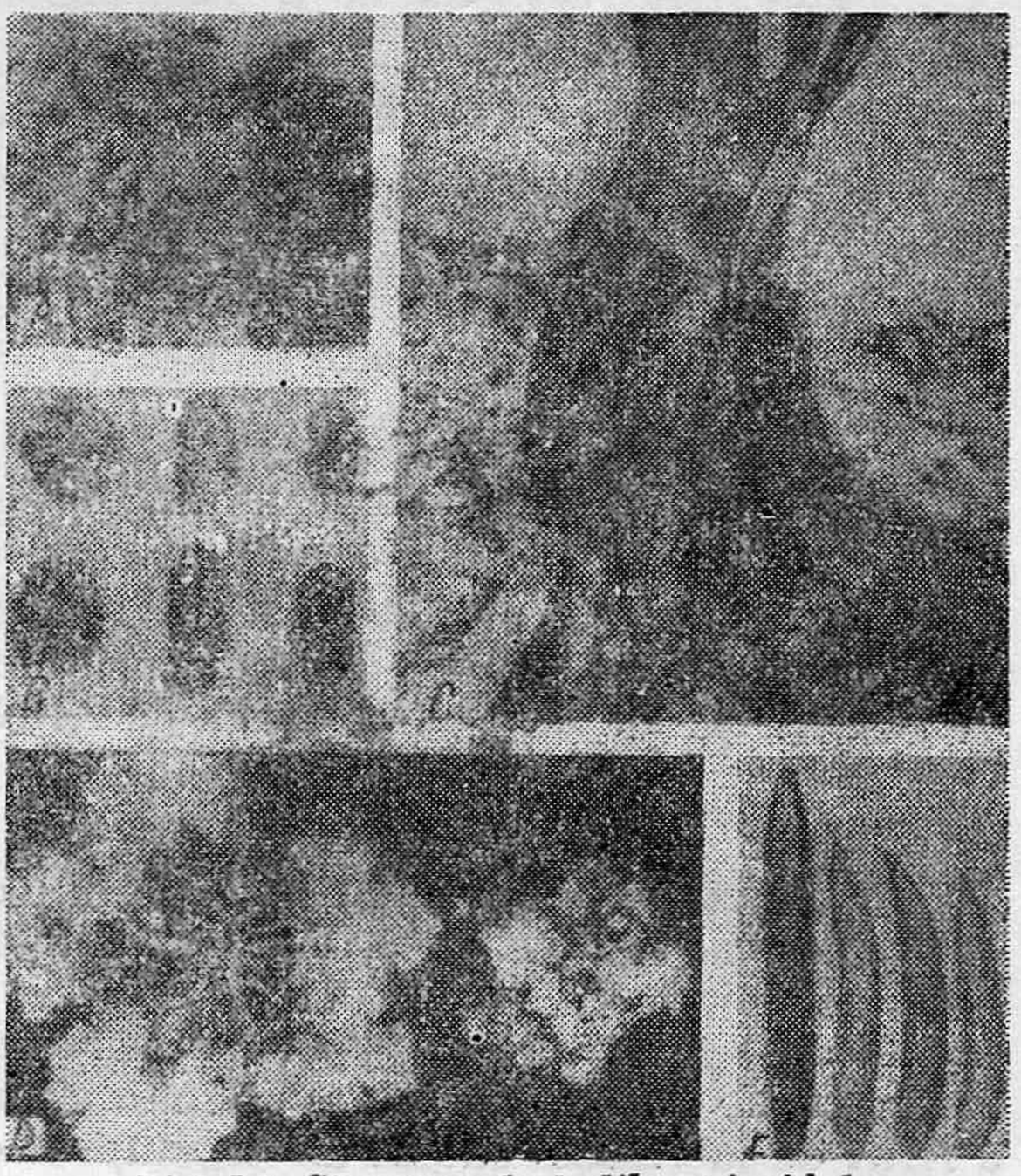


Fig. I.2. Simptomele bolilor viroidale.
A. Plantă de cartof sănătoasă (la stînga) și plantă afectată de boală viroidală (la dreapta). Cele două plante sînt de aceeași vîrstă. Planta bolnavă este mai mică; frunzele ei au suprafață redusă și sînt de culoare gri de ardezie.
B. Tuberculi de cartof varietatea Saco (sus) și varietatea Kennebec (jos). Tuberculi sănătoși (la stînga), tuberculi în formă de fus (la mijloc), tuberculi în formă de fus în cazurile severe ale bolii (dreapta).
C. Portocal afectat de boală viroidală. Scoarța distrusă la nivelul trunchiului cade.
D. Crizantemă sănătoasă (la stînga) și crizantemă atacată de viroidul nanismului (la dreapta). Cele două plante sînt de aceeași vîrstă.
E. Castravete normal (la stînga) și 3 castraveți afectați de boală viroidală (la dreapta). Castraveții bolnavi sînt mai mici și au culoare verde pal (T. O. Diener, 1979).

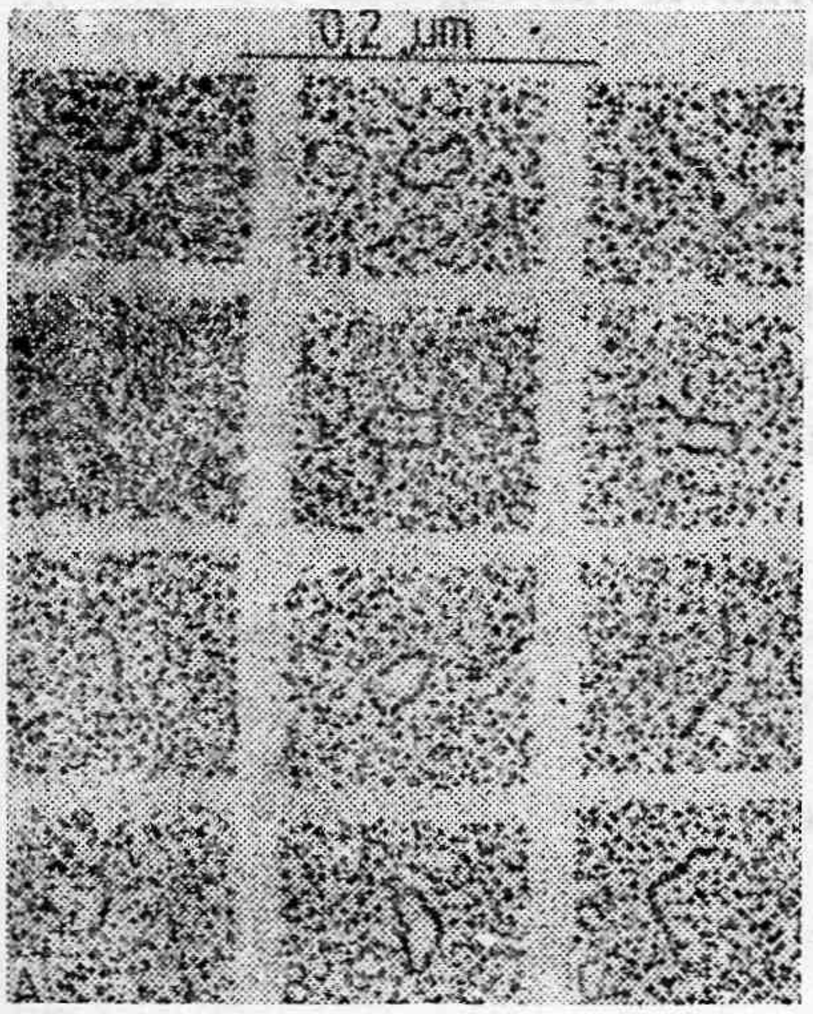


Fig. I.3. Micrografii electronice vizualizînd influența denaturării asupra formei viroidului tuberculului în formă de fus al cartofului.
A. Viroizi în stare nativă; au formă de bastonaș.
B. Viroizi complet denaturați cu formaldehidă; au aspectul unui cerc deformat.
C. Viroizi complet denaturați cu formaldehidă; au aspectul unui filament (W. McClements și P. Kaesberg, 1977).

vetelui)], o boală a hameiului [hop* stunt (nanismul hameiului)]. Boala cadang-cadang a cocotierului și o boală a arborelui *Avocado* [sun blotch** (pătare solară)] sînt, probabil tot de natură viroidală. Un viroid a fost izolat și din planta de *Columnea erythrophae* aparent sănătoasă.

Bolile viroidale se manifestă în general prin nanism pronunțat și prin deformarea și cloroza frunzelor, însoțite și de alte simptome. Astfel, în boala viroidală a cartofului, tuberculii au formă de fus. La citricele bolnave, la nivelul trunchiului, scoarța se distruge treptat și cade. În boala viroidală a castravetelui, fructele sînt mici și au culoare verde pal (fig I.2).

Viroizii se pot replica nu numai în plantele lor gazdă specifice, dar și în alte plante, infectate experimental. De exemplu, viroidul tuberculului în formă de fus al cartofului se replică și în frunzele de tomate, iar viroidul exfolierii scoarței citricelor se replică și în *Gynura aurantiaca*. Replicarea viroizilor în alte plante decît gazdele lor specifice nu duce la apariția simptomelor evidente de boală, la majoritatea acestor plante.

În celulele plantelor, viroizii se găsesc atașați de cromatină și se replică în nucleoplasmă.

T. O. Diener a presupus, încă în 1973, că boli viroidale trebuie să existe și la animale și om și că viroizii pot fi implicați și în geneza cancerului. Dar dovezi certe în favoarea presupunerii nu au fost obținute nici pînă în prezent.

Viroizii au o structură unică : sînt molecule de ARN monocatenare covalent circulare, cu un grad înalt de complementaritate intramoleculară. Cu alte cuvinte, în catena de ARN covalent circulară există mai multe secvențe nucleotidice complementare, iar secvențele care nu sînt complementare proeminează din catenă sub formă de bucle. Regiunile cu secvențele complementare sînt dublucatenare, iar molecula viroidală întreagă apare ca o structură discontinuu dublucatenară, discontinuitatea datorîndu-se buclelor care sînt monocatenare. Viroidul tuberculului în formă de fus al cartofului constă din 359 resturi nucleotidice, viroidul exfolierii scoarței citricelor din 371, iar viroidul nanismului crizantemei din 354 resturi nucleotidice. Omologia dintre secvențele nucleotidice la acești 3 viroizi este cuprinsă între 59 și 73%.

În cadrul speciilor de viroizi există diferite tulpini care declanșează boala cu gravitate diferită (tulpini blînde, intermediare și severe). Numărul resturilor nucleotidice este identic la diferite tulpini din aceeași specie, dar există deosebiri în privința naturii a 1—10 resturi nucleotidice. Structura aceleiași tulpini viroidale rămîne aceeași indiferent de natura plantei gazdă în care tulpina respectivă se poate replica.

Viroizii au formă de bastonaș, în stare nativă. Sub acțiunea unui tratament cu formaldehidă la 63°C, ei se denaturează complet și, în această stare, iau aspectul unui cerc deformat sau al unui filament (fig. I.3). Forma de bastonaș se datorește structurii monocatenare covalent circulare și discontinuu dublucatenare. În cercul deformat, structura monocatenară covalent circulară se păstrează, dar regiunile dublucatenare nu apar, deoarece secvențele nucleotidice complementare au fost îndepărtate unele de altele. În filament, structura monocatenară a devenit lineară.

---

* De la engl. *hop* — hamei.

** De la engl. *sun* — soare ; *blotch* — pată, pătare.

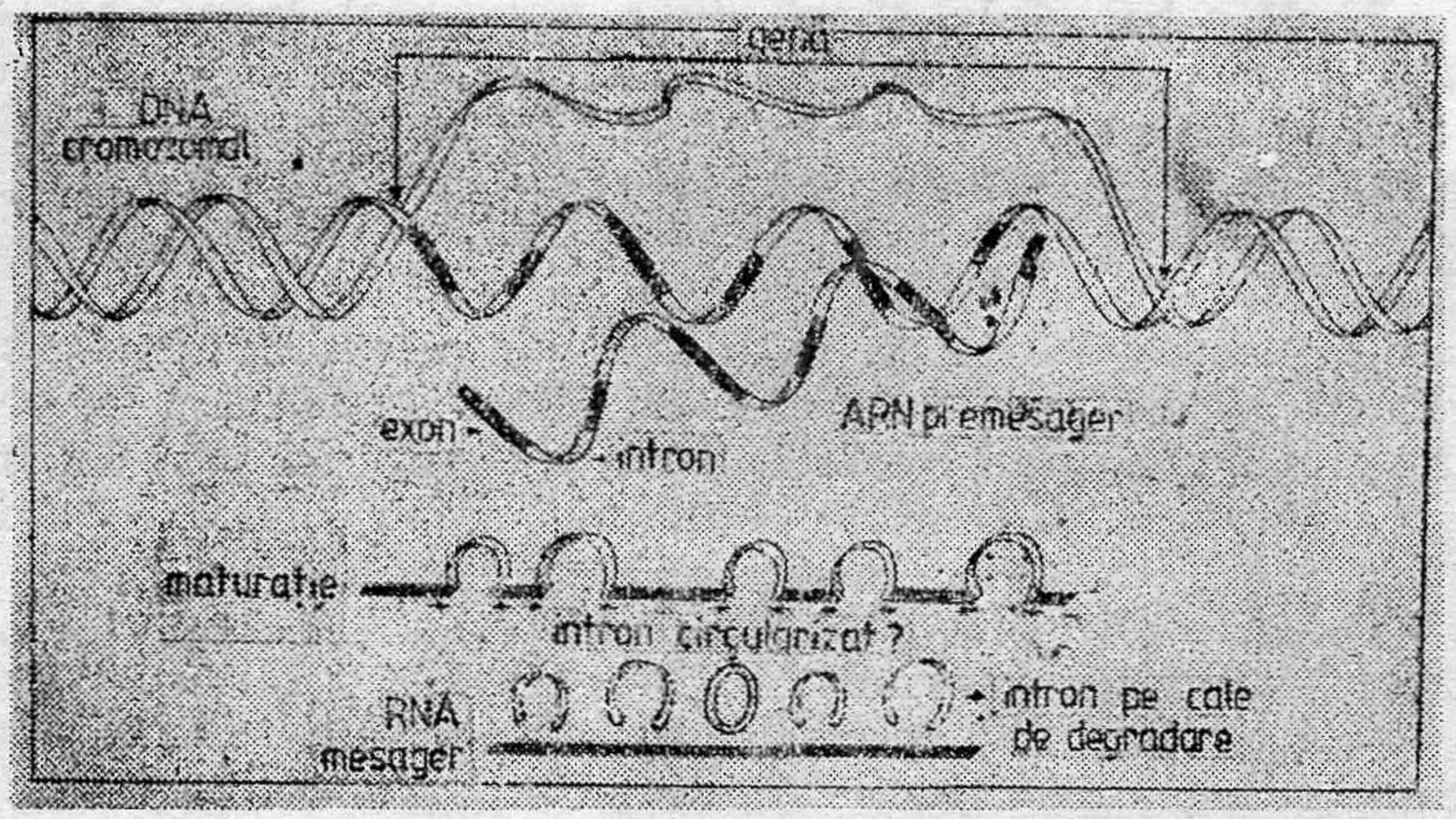


Fig. I.4. Reprezentarea schematică a concepției originii celulare a viroizilor (L. Hirth, 1981).

Fiind molecule mici de ARN, viroizii nu conțin informația necesară pentru sinteza enzimei care catalizează replicarea ARN viroidal (ARN-polimerază). Se presupune că enzima este furnizată de celula vegetală gazdă. Mecanismul replicării viroizilor încă nu a fost clarificat.

În legătură cu originea viroizilor domnea, pînă în ultimii ani, concepția după care aceștia sînt fie virusuri foarte primitive (precursori ai virusurilor), fie virusuri foarte degenerate (acestea și-au pierdut — exceptînd o cantitate mică de ARN — toți constituenții pe care îi au virusurile).

După concepția cea mai recentă (T. O. Diener, 1981 ; E. Dickson, 1981), viroizii nu sînt de origine virală, ci de origine celulară. Mai precis, viroizii au provenit din acizii ribonucleici premesageri ai celulelor eucariote. Acești acizi nucleici sînt alcătuiți din două feluri de segmente : exoni și introni. În cursul maturației ARN premesager, intronii proemină, apoi ei sînt excizați de către ribonucleazele celulare, iar enzima ARN-ligază leagă covalent exonii, dînd astfel naștere la ARNm matur. Intronii excizați sînt în continuare atacați și degradați de ribonucleaze. După concepția originii viroizilor din introni, unii introni excizați au scăpat de acțiunea degradantă a ribonucleazelor și, totodată, capetele lor s-au legat covalent, formîndu-se astfel viroizi (fig. I.4).

Totuși, problema originii viroizilor nu poate fi considerată rezolvată. A. R. Gould și colab. (1981) au izolat din virionii virusului împestrițării tutunului catifelat un ARN viral monocatenar linear (ARN 1) și un ARN circular asemănător viroizilor (ARN 2). ARN 2 nu este un ARN satelit sau un viroid independent. Se presupune că virusul studiat își are originea în asocierea dintre un virus convențional cu ARN monocatenar și un viroid sau reprezintă un stadiu în evoluția viroizilor din virusuri.

Mecanismul, prin care viroizii declanșează îmbolnăvirea plantelor gazdă, nu se cunoaște. Se presupune că patogenitatea viroizilor se datorește interferenței lor cu procesul de maturație a acizilor ribonucleici premesageri din celulele gazdă.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Dickson, E. *A model for involvement of viroids in RNA splicing.* Virology, 1981, *115*, 216—221.

Diener, T. O. *Viroids : structure and function.* Science, 1979, *205*, 859—866.

Diener, T. O. *Viroids : minimal biological structures.* Bioscience, 1982, *32*, 38—44.

Eşanu, V. *Acizii nucleici virali.* Editura Medicală, Bucureşti, 1981, p. 77—84.

Gould, A. R., **Francki**, R. I. B., **Randles** J. W. *Studies on encapsidated viroid-like RNA.* IV. *Requirement for infectivity and specificity of two RNA components from velvet tobacco mottle virus.* Virology, 1981, *110*, 420—426.

Gross, H. J. *Die Viroide, eine neue Klasse der infektiösen Nukleinsäuren.* Hoppe-Seyler's Z. Physiol. Chem., 1980, *361*, 477—492.

Hirth, L. *Les viroïdes.* Recherche, 1981, *12*, 174—181.

Sänger, H. L. *Structure and possible function of viroids.* Ann. New York Acad. Sci., 1980, *354*, 251—278.

Smith, K. M., **Ritchie**, D. A. *Introduction to virology.* Chapman and Hall, London-New York, 1980, p. 104—112.

II. ȚESUTURILE CONDUCĂTOARE. STRUCTURA ȘI EVOLUȚIA STELULUI

ȚESUTURILE CONDUCĂTOARE

Pentru îndeplinirea funcției de transport a sevei brute și a sevei elaborate, corpul plantelor vasculare este străbătut de țesuturi speciale, numite conducătoare. În cursul procesului de evoluție s-a diferențiat cîte un țesut special de conducere pentru fiecare categorie de sevă : *țesutul lemnos* pentru sevă brută și *țesutul liberian* pentru sevă elaborată. Diferențierea în țesut lemnos și țesut liberian reprezintă o adaptare la cerința de a fi conduse simultan prin organele plantei substanțe diferite, în sensuri diferite. La cormofite, aceste țesuturi sînt alcătuite din elemente capilare prosenchimatice, numite vase sau tuburi.

Aparatul sau sistemul conducător, format din țesutul lemnos și țesutul liberian, apare net diferențiat numai începînd cu pteridofitele (numite, din acest motiv și criptogame vasculare), diferențierea accentuîndu-se la gimnosperme și, mai cu seamă, la angiosperme.

Țesuturile conducătoare sînt formate din vase sau tuburi și celule de parenchim, prin cele dintîi circulația sevei brute și a sevei elaborate avînd o viteză mult mai mare. În structura secundară a organelor axiale, țesuturile conducătoare propriu-zise sînt însoțite și de fibre sclerenchimatice, cu rol de susținere.

Specializarea celulelor în legătură cu funcția de conducere se manifestă în primul rînd prin alungirea lor, perforarea sau ciuruirea, ori dispariția pereților transversali (terminali), ceea ce a dus la formarea de vase lemnoase și tuburi ciuruite veritabile.

Țesuturile conducătoare își au originea în meristemele apicale sau în cele laterale, formate din celule prosenchimatice cu o mare capacitate de diviziune. Este vorba de meristemul apical primar numit *procambiu*, din care provin lemnul și liberul primar, și de meristemul lateral secundar numit *cambiu*, din care provin lemnul și liberul secundar.

În cele ce urmează ne vom referi doar pe scurt la componentele de bază ale țesuturilor conducătoare, insistînd mai mult asupra tipurilor de fascicule conducătoare și asupra evoluției filogenetice a vaselor conducătoare, probleme de înțelegerea cărora depinde cunoașterea structurii și evoluției stelului.

Țesutul conducător lemnos (lemnul, hadromul sau xilemul) (fig. II.1). Mulți autori disting în lemnul primar două categorii de elemente : de protoxilem și de metaxilem. *Protoxilemul* este constituit din primele elemente lemnoase, diferențiate (din procambiu) înainte de terminarea alungirii organului. Elementele de protoxilem au pereții mai puțin îngroșați și lignificați, ceea ce le permite să se alungească și să urmeze, astfel, cel puțin temporar, creșterea ulterioară a organului. *Metaxilemul* este con-

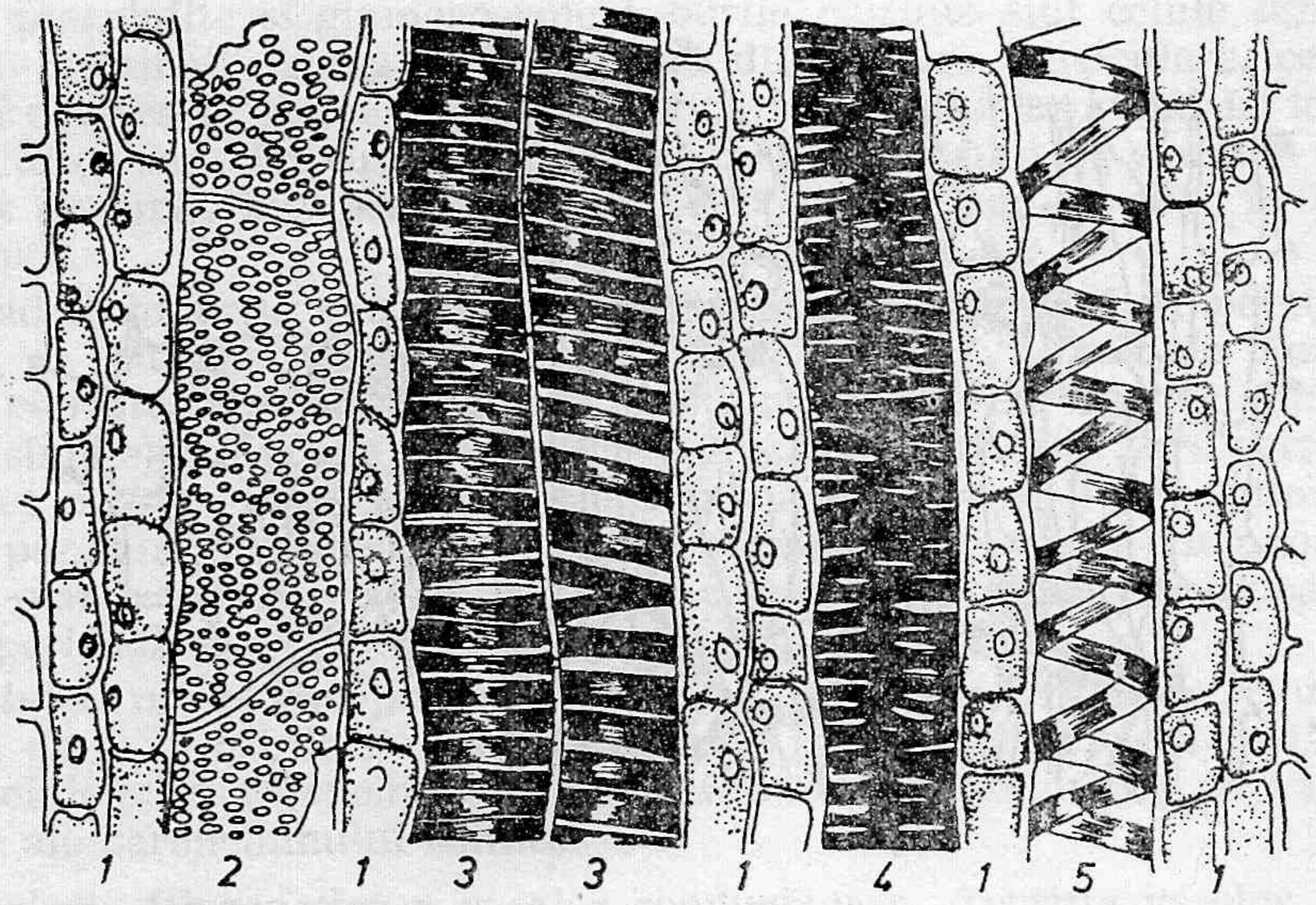


Fig. II.1 Elementele xilemului în secțiune longitudinală prin tulpină :

1 — celule de parenchim lemnos ; *2* — vas punctat ; *3* — vas inelat ; *4* — vas scalariform; *5* — vas spiralat (după T u t a i u k)

stituit din elemente formate ulterior, în contact cu cele de protoxilem, cînd organul a depășit stadiul de alungire ; ele sînt de diametru mai mare, au pereții mai îngroșați și mai intens lignificați, fiind incapabile de alungire ulterioară. În accepția aceasta, lemnul primar format din protoxilem și metaxilem) se mai numește și *hadrom,* în alcătuirea lui intrînd adesea, pe lîngă vase, și celule de parenchim lemnos. După alți autori, prin metaxilem se înțelege atît lemnul primar format după protoxilem, cît și lemnul secundar, punct de vedere acceptat de puțini botaniști.

Vasele lemnoase se caracterizează prin forma lor alungită, prin lipsa conținutului viu (deci sînt moarte la completa lor diferențiere), dar mai ales prin pereții lor diferit îngroșați (inelat, spiralat, scalariform, reticulat, punctat) și lignificați. În general vorbind, vasele sînt cilindrice sau prismatice (rotunde sau poligonale în secțiune transversală), reprezentate prin șiruri de celule dispuse cap la cap și grupate, împreună cu celelalte elemente histologice ale lemnului, în fascicule conducătoare.

După forma și dimensiunile lor, după structura și îndeosebi după modul de îngroșare a pereților, vasele lemnoase sînt de două categorii : traheide și trahei (sau vase în sens restrîns).

Traheidele, numite încă și vase închise sau imperfecte, sînt elemente conducătoare unicelulare, suprapuse unele peste altele (formînd șiruri longitudinale), cu pereții terminali (transversali) persistenți și adesea oblici, cu capetele ascuțite sau rotunjite. Lungimea traheidelor variază de la cîțiva microni pînă la 2—3 cm, iar lățimea de la 1 la 10 microni. Datorită pereților îngroșați și lignificați, traheidele îndeplinesc și funcția de susținere.

Traheile, numite încă și vase deschise sau perfecte, sînt tuburi continue, rezultate din suprapunerea de celule prosenchimatice (cilindrice sau,

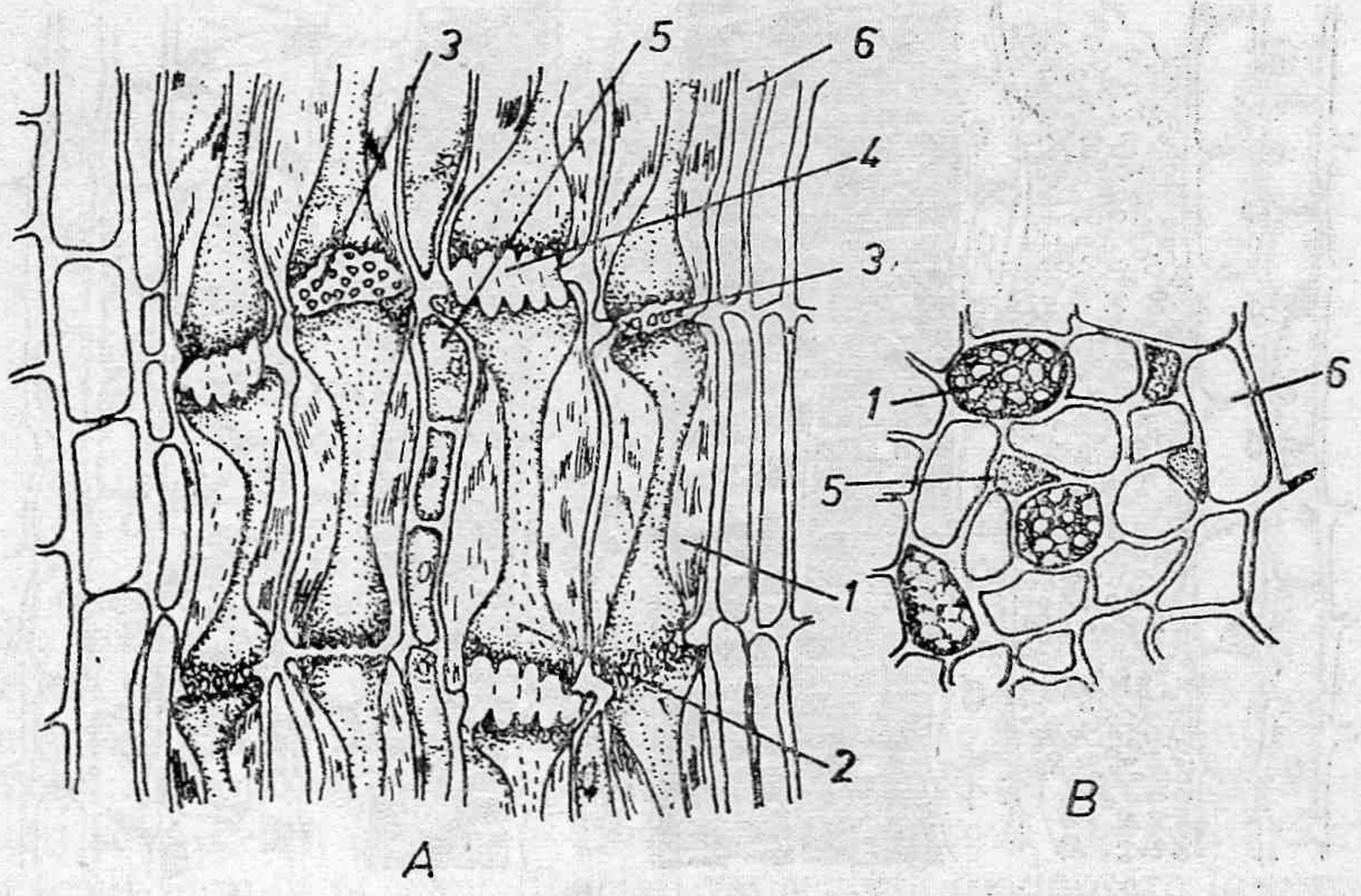


Fig. II.2 Elementele floemului în secțiune longitudinală (A) și transversală (B) prin tulpină :

1 — celulă ciuruită funcțională; *2* — celulă ciuruită cu placă ciuruită acoperită de calloză ; *3* — placă ciuruită simplă, neacoperită de calloză ; *4* — placă ciuruită acoperită de calloză ; *5* — celule anexe ; *6* — celule de parenchim liberian (după T u t a i u k)

mai rar, prismatice) mai largi decît traheidele și între care pereții au dispărut complet sau în cea mai mare parte. Părțile componente ale unei trahei se numesc *articule* sau *elemente de vas*. Lungimea traheilor variază, în general, de la cîțiva centimetri pînă la 1,5 metri (la liane pot atinge chiar 3—5 m sau mai mult), iar lățimea de la 10 la 70 microni. Traheile caracterizează plantele vasculare mai evoluate.

Datorită îngroșărilor pereților, vasele lemnoase se pot menține deschise, permițînd circulația sevei brute, rezistînd la presiunea laterală exercitată de către celulele vii, turgescente, ale parenchimurilor vecine.

Celulele de *parenchim lemnos* sînt vii, puțin alungite, bogate în substanțe de rezervă, alcătuind așa-numitul parenchim vertical (spre deosebire de celulele razelor medulare intralemnoase, care alcătuiesc parenchimul orizontal).

Țesutul conducător liberian (liberul, leptomul sau floemul) (fig. II.2). În liberul primar se disting două categorii de elemente formate succesiv : de *protofloem* și de *metafloem*, împreună formînd *leptomul*, în alcătuirea căruia intră, uneori, pe lîngă vasele conducătoare, și celule de parenchim liberian.

Elementele histologice cele mai importante din alcătuirea liberului sînt *tuburile ciuruite*, formate din celule prismatic-alungite, așezate cap la cap, mai adesea de contur poligonal în secțiune transversală. Celulele ce compun tubul ciuruit sînt vii, lipsite de nucleu la maturitate, cu vacuolă mare și citoplasmă parietală, cu pereți celulozici, mai adesea subțiri.

Dimensiunile tuburilor ciuruite sînt întotdeauna mai mici decît cele ale vaselor lemnoase : lungimea lor (de la cîteva zeci la 300 microni) depășește rareori 1 mm, diametrul fiind de ordinul micronilor. Cele mai lungi și mai largi tuburi ciuruite se întîlnesc la liane.

La pteridofite și gimnosperme tuburile ciuruite sînt celule lungi, cu pereții terminali foarte înclinați, fără diferențieri particulare, cel mai adesea dispersate și nu dispuse în șiruri longitudinale, avînd în toți pereții ciururi sau cîmpuri ciuruite. În cursul procesului de evoluție dispar treptat ciururile din pereții laterali, ele menținîndu-se doar în pereții terminali.

Așadar, tuburile ciuruite își datoresc numele faptului că pereții terminali ai celulelor componente au, văzuți din față, aspect de ciur sau *placă ciuruită*, în care alternează porțiuni din perete cu pori (în cazul plăcii simple) sau grupe de pori (în cazul plăcii multiple), care perforează complet peretele celulozic și lamela mediană (ceea ce nu se întîmplă în cazul punctuațiilor obișnuite). Spre deosebire de vasele lemnoase, la multe plante tuburile ciuruite asigură circulația sevei elaborate doar pentru o perioadă scurtă (adesea doar un sezon de vegetație).

Celulele anexe sînt proprii numai angiospermelor, fiind de regulă mai scurte de 2—3 ori decît tuburile ciuruite și păstrînd nucleul toată viața lor. Celulele de *parenchim liberian* au aceleași trăsături de structură ca și cele ale parenchimului lemnos.

Evoluția filogenetică a vaselor conducătoare. Apariția vaselor conducătoare în seria vegetală reprezintă un salt calitativ deosebit, ele întîlnindu-se numai la grupele mai evoluate de plante, numite vasculare (pteridofite și spermatofite), bine adaptate la mediul terestru.

Un prim început de diferențiere a unui liber primitiv se întîlnește la anumite alge brune și roșii, precum și la anumite briofite. Cele dintîi vase conducătoare veritabile, care au apărut în cursul evoluției, se pare că sînt vasele liberiene. Apariția lor înaintea celor lemnoase (încă de la algele superioare — de ex. *Macrocystis*) pare firească, deoarece seva brută pătrunde prin difuziune aproape prin toate țesuturile, pe cînd seva elaborată nu poate străbate cu aceeași viteză prin țesuturile plantei, necesitînd vase conducătoare speciale (liberiene), care să permită circulația acesteia mai repede.

Această situație se poate observa și la unele briofite (de ex. *Mnium*, *Bryum*), unde apare un țesut primitiv de natură liberiană, fără ca el să fie însoțit de unul de natură lemnoasă. La unele alge superioare se întîlnesc chiar tuburi ciuruite mai mult sau mai puțin asemănătoare celor de la plantele superioare. Că în procesul evoluției filogenetice au apărut mai întîi vasele liberiene, ne-o dovedește și diferențierea lor înaintea celor lemnoase în cursul procesului de ontogeneză.

Evoluția filogenetică a *tuburilor ciuruite* se traduce prin dispariția progresivă a ciururilor din pereții laterali ai celulelor componente. La dicotiledonatele arborescente se mai observă încă ciururi în pereții laterali, pe cînd la cele ierboase, mai evoluate, ele se mențin doar în pereții terminali.

Totodată, în procesul de evoluție a speciilor se constată scurtarea articulelor tuburilor ciuruite, mărirea diametrului lor, micșorarea ciururilor. La speciile mai puțin evoluate, pereții terminali ai celulelor ciuruite sînt foarte oblici, în timp ce la speciile mai evoluate ei devin orizontali. La angiosperme, celulele ciuruite tind să devină cilindrice și să se suprapună unele peste altele, formînd astfel tuburi continue, ai căror pereți transversali tind să devină orizontali și ciuruiți.

Referindu-ne la *vasele lemnoase*, cele mai primitive sînt traheidele, care apar la plantele la care viteza de circulație a sevei brute nu este mare. Deși se întîlnesc la mai toate plantele vasculare, traheidele sînt proprii în special pteridofitelor, gimnospermelor, familiilor mai primitive dintre angiosperme, precum și plantelor acvatice ori parazite. Dintre traheide, cele mai primitive sînt considerate a fi cele inelate, care apar și la formele primitive de pteridofite (de ex. *Rhynia)*. La ferigile actuale întîlnim mai ales traheide scalariforme, tip de vase de la care s-a trecut la cele cu punctuații areolate.

La gimnosperme întîlnim îndeosebi traheide cu punctuații areolate, care prezintă torus. Evoluția traheidelor a mers în direcția scurtării lor și reducerii numărului de punctuații.

La angiosperme traheidele sînt foarte variate, iar cele cu punctuații areolate (prezente mai ales în lemnul secundar) sînt lipsite de torus.

Traheile, lipsite de pereți despărțitori între celulele componente, reprezintă forma cea mai adaptată la circulația sevei brute cu o viteză mai mare și pe distanțe mai mari, devenind elementele fundamentale și cele mai des întîlnite în lemnul angiospermelor.

Tipuri de fascicule conducătoare (fig. II.3). În organele plantelor, vasele conducătoare de lemn și de liber nu sînt dispersate la întîmplare, ci grupate în mănunchiuri sau fascicule bine distincte.

În *rădăcină* fasciculele conducătoare sînt simple, radiare, liberiene și lemnoase, alternînd unele cu altele, sprijinindu-se pe periciclu și fiind separate între ele de raze medulare. În unele cazuri atît măduva, cît și razele medulare lipsesc, încît fasciculele se unesc lateral între ele, iar cele de lemn și la centru (este mai ales cazul dicotiledonatelor). În ambele categorii de fascicule dezvoltarea elementelor conducătoare are loc centripet.

În *tulpină* și *frunze* (inclusiv cele modificate în piese florale), fasciculele sînt mixte, libero-lemnoase. După poziția liberului față de lemn, fasciculele libero-lemnoase sînt de trei categorii : colaterale, bicolaterale și concentrice (mai adesea în tulpinile subterane).

a. *Fasciculele colaterale* sînt cele mai răspîndite la spermatofite, ele avînd lemnul de o parte și liberul de cealaltă parte. În tulpină liberul se află spre exterior (cu dezvoltare centripetă) și lemnul spre interior (cu dezvoltare centrifugă). În frunză liberul se află orientat spre epiderma inferioară, iar lemnul spre cea superioară.

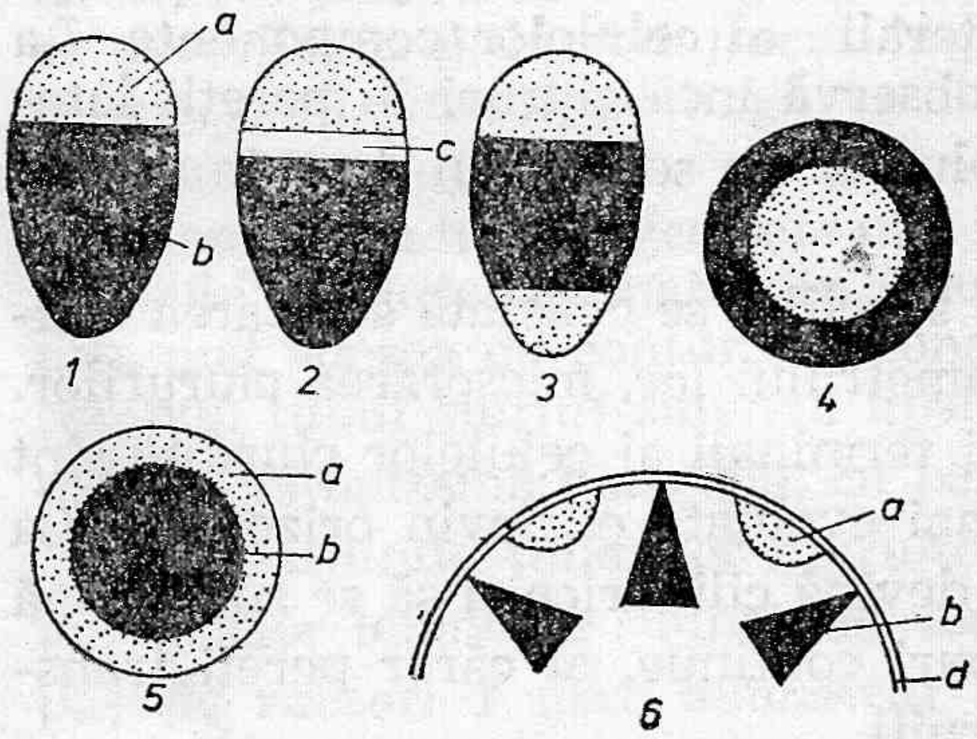


Fig. II.3 Tipuri de fascicule conducătoare în secțiune transversală :

1 — colateral închis ; *2* — colateral deschis; *3* — bicolateral ; *4* — concentric leptocentric ; *5* — concentric hadrocentric ; *6* — radiare (în rădăcină) ; *a* — floem ; *b* — xilem ; *c* — zonă meristematică ; *d* — periciclu (după K i s e l e v a, modificat).

La rîndul lor, fasciculele colaterale sînt de două tipuri : închise și deschise. La fasciculele colateral-închise, între liber și lemn nu se mai află procambiu ; acesta s-a diferențiat complet în liber și lemn primar. Astfel de fascicule sînt caracteristice îndeosebi atactostelului monocotiledonatelor. La fasciculele colaterale-deschise, între liber și lemn persistă o zonă de procambiu, care ulterior se va transforma în cambiu și va produce liber și lemn secundar. Astfel de fascicule sînt caracteristice eustelului gimnospermelor și angiospermelor dicotiledonate.

b. *Fasciculele bicolaterale* constituie, de fapt, o variantă a celor colaterale. Lemnul lor este încadrat de două zone de liber : extern și intern. La rîndul lor, fasciculele bicolaterale pot fi închise și deschise, în ultimul caz (de ex. la *Cucurbita*) procambiul aflîndu-se între lemn și liberul extern.

c. *Fasciculele concentrice* se caracterizează prin faptul că cele două țesuturi conducătoare formează două zone concentrice. Se cunosc două tipuri de fascicule concentrice : hadrocentrice și leptocentrice. La fasciculele hadrocentrice (caracteristice unor pteridofite), hadromul sau xilemul este înconjurat de leptom sau floem. La fasciculele leptocentrice (caracteristice îndeosebi rizomilor de la multe monocotiledonate) leptomul este înconjurat de hadrom.

În tulpina gimnospermelor și dicotiledonatelor cu cilindrul central de tipul eustelului, fasciculele conducătoare sînt dispuse, de regulă, pe un singur cerc. În tulpina monocotiledonatelor, cu cilindrul central de tipul atactostelului, fasciculele conducătoare sînt dispuse pe două sau mai multe cercuri ; mai rar ele apar împrăștiate dezordonat (de ex. în tulpina de *Zea mays*).

STRUCTURA ȘI EVOLUȚIA STELULUI

Prin *stel* înțelegem cilindrul central al organelor vegetative axiale (rădăcina și tulpina), care cuprinde sistemul conducător, zonele interfasciculare, măduva (cînd există) și periciclul dispus la periferia sistemului conducător. După unii autori, prin stel se înțelege numai sistemul conducător, nu și țesutul parenchimatic. Structura stelului are o mare importanță pentru explicarea mersului evoluției sau filogenezei plantelor vasculare. La plantele superioare actuale stelul are o structură destul de complexă, asigurînd în modul cel mai corespunzător circulația substanțelor în diferite organe și legătura elementelor conducătoare moarte cu cele ale țesuturilor vii.

La diferitele grupe sistematice de cormofite, în cursul evoluției stelul a suferit diferite modificări morfofiziologice, deosebit de vizibile mai cu seamă la angiosperme. Comparînd structura stelului din rădăcină și din tulpină se constată că rădăcina este mai „conservatoare", în timp ce tulpina are o plasticitate mult mai mare, la ea întîlnindu-se majoritatea tipurilor de stel.

Clasificarea tipurilor de stel se bazează în mod special pe relațiile elementelor conducătoare cu țesuturile parenchimatice, vii, din organele axiale în stadiul primar al dezvoltării lor.

Cel mai simplu și mai primitiv stel din punct de vedere filogenetic este *protostelul*, constituit dintr-un masiv central de xilem, lipsit de mă-

duvă, înconjurat de floem și separat de scoarță prin periciclu. Xilemul protostelului este alcătuit numai din traheide (frecvent inelate), iar floemul, din celule de structură primitivă (alungite, cu pereți subțiri, lipsite de plăci ciuruite).

Protostelul tipic caracterizează cele mai primitive plante vasculare și era dezvoltat la ferigile psilopside de tip *Rhynia* și *Hornea*, din Silurian și Devonian ; la ferigile actuale el se întîlnește foarte rar, în schimb este prezent în primele stadii de dezvoltare a plantulelor la diferiți reprezentanți ai grupelor *Lycopsida, Sphenopsida* și *Pteropsida*. După K. E s a u, un protostel mai evoluat se întîlnește și în tulpinile de la unele plante angiosperme acvatice ; cilindrul central al rădăcinilor de la spermatofitele dicotiledonate este considerat tot un protostel de tip mai evoluat, la care măduva a fost înlocuită de metaxilem. După alți autori, cilindrul central al rădăcinii de la dicotiledonate este un actinostel.

La *Botryopteris cylindrica*, din straturile superioare ale Carboniferului (v. fig. II.6), protostelul este format din xilem central cu traheide scalariforme, mai înguste în centru, alcătuind protoxilemul și mai largi la periferie, alcătuind metaxilemul (în acest caz vorbim de un protostel cu lemn endarh, diferențierea vaselor fiind de tip centrifugal). Xilemul, în totalitatea lui, alcătuiește o coloană cu contur regulat (circular) în secțiune transversală, înconjurată de floem format din tuburi ciuruite largi și celule mici de parenchim liberian.

Protostel cu traheide sclalariforme se întîlnește și la unele specii de *Lepidodendron* (de ex. *L. esnostense)*, numai că xilemul este de tip exarh, cu dezvoltarea centripetă a vaselor (deci metaxilemul se află în centru, fiind înconjurat de protoxilem).

O asemenea organizare a tulpinii, cu protostel, nu este perfecționată din punct de vedere biologic, deoarece suprafața de contact dintre țesuturile conducătoare și țesuturile fundamentale ale scoarței este mică, vasele de xilem nu au ieșire spre țesuturile vii ale scoarței. Protostelul cu coloană de xilem compactă putea satisface cerințele fiziologice doar la plantele de dimensiuni mici.

După părerea lui F. B o w e r, în cursul evoluției ulterioare a protostelului primitiv au avut loc, simultan, următoarele procese : formarea măduvei, modificare conturului extern al xilemului, fragmentarea xilemului în porțiuni distincte și „vitalizarea“ lui generală.

a. *Formarea măduvei* (medularea) în interiorul xilemului conduce la realizarea unui stel de tip cilindric, numit *sifonostel* (fig. II.4). Celulele de parenchim medular, vii, cu pereți subțiri, se formează pe seama traheidelor centrale. Sifonostelul este de două tipuri : *ectofloic* sau solenoxil, la care floemul se găsește numai la exteriorul xilemului (de ex. *Schizaea rupestris*) și *amfifloic* sau solenostel, la care xilemul este mărginit și spre scoarță și spre măduvă de floem (de ex. *Gleichenia, Marsilea*).

În timp ce la protostel diferențierea xilemului este mai adesea centripetă, la sifonostel există un anumit număr de poli lemnoși (protoxilemici), de la care pleacă divergent, la dreapta și la stînga, două lame de metaxilem care întîlnesc lamele venite de la polii vecini, închizînd astfel cercul lemnos. Fiecare pol de protoxilem cu cele două lame de metaxilem care diverg de la el, formează o unitate structurală particulară, care se numește „divergent“.

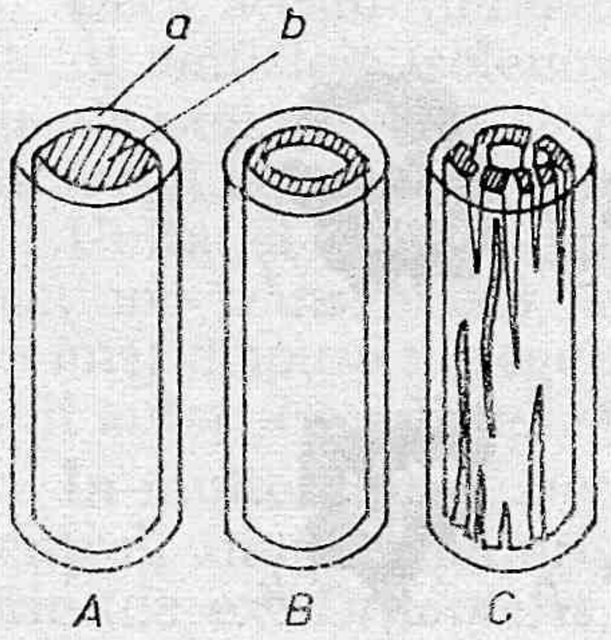


Fig. II.4 Tipuri de stel în secțiune longitudinală (A — protostel ; B — sifonostel ; C — dictiostel):
a — floem ; *b* — xilem (după T u t a i u k)

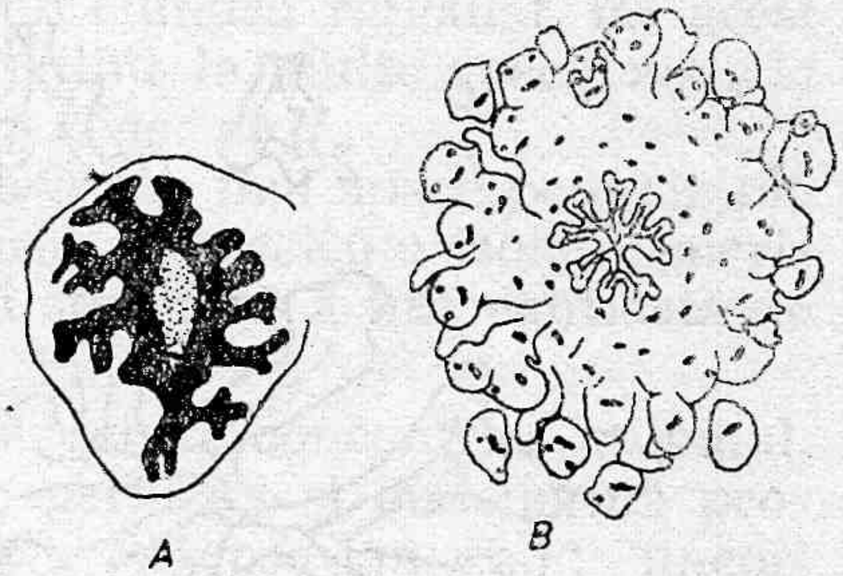


Fig. II.5 Tipuri de stel primitiv în secțiune transversală prin tulpină : A — *Asteroxylon elderfeldense* ; B — *Asterochlaena laxa* (după M a i e r).

Trecerea de la protostel la solenoxil și apoi la solenostel se poate observa studiind dezvoltarea ontogenetică a sistemului conducător de la unele ferigi actuale.

b. *Modificarea conturului extern al xilemului* (sculpturarea) conduce la formarea unui stel de tip stelat, numit *actinostel* (fig. II.5). În cel mai simplu caz, xilemul se comprimă ușor, devenind de contur oval sau eliptic în secțiune transversală (de ex. *Selaginella selaginoides, Trichomanes alatum*). În cazurile mai complicate, xilemul ia contur neregulat, adesea stelat, alternînd concavități (golfuri) mai mult sau mai puțin adînci, cu proeminențe late, între care pătrunde floemul (de ex. *Psilotum triquetrum, Asteroxylon mackiei, Isoëtes ș.a.).* La alte specii de *Asteroxylon* (de ex. *A. elderfeldense),* în centrul xilemului se formează măduva (fig. II.5, *A*). Nu mai puțin complicat este conturul xilemului în protostelul ferigii fosile *Asterochlaena laxa* (fig. II.5, *B*), la care el are forma unei stele cu numeroase raze, cu floem între raze și în jurul stelei. În centrul xilemului se află măduva slab dezvoltată (formată din celule de parenchim și cîteva traheide printre ele).

Așadar, floemul nu mai formează un inel (cilindru) continuu, ci se localizează sub formă de fascicule izolate între brațele stelei xilemice. Aceasta este exact structura primară a rădăcinii, dacă măduva este complet înlocuită de metaxilem.

Schimbarea conturului xilemului este legată de creșterea grosimii stelului, de unde necesitatea de creștere a suprafeței de contact a elementelor moarte (traheide) de xilem cu celulele vii ale floemului și chiar ale scoarței. Această schimbare de contur se poate urmări la diferite ferigi fosile (fig. 6, *A*) : la *Botryopteris cylindrica* stelul este subțire, xilemul avînd contur circular în secțiune transversală ; la *Ankyropteris grayi* stelul devine mai gros și conturul xilemului ne apare neregulat ; la *Asteroxylon mackiei* conturul xilemului devine tipic stelat în secțiune transversală.

Mărirea suprafeței de contact a vaselor de xilem cu celulele vii joacă un rol deosebit în viața plantei. În cazul creșterii dimensiunilor plantei

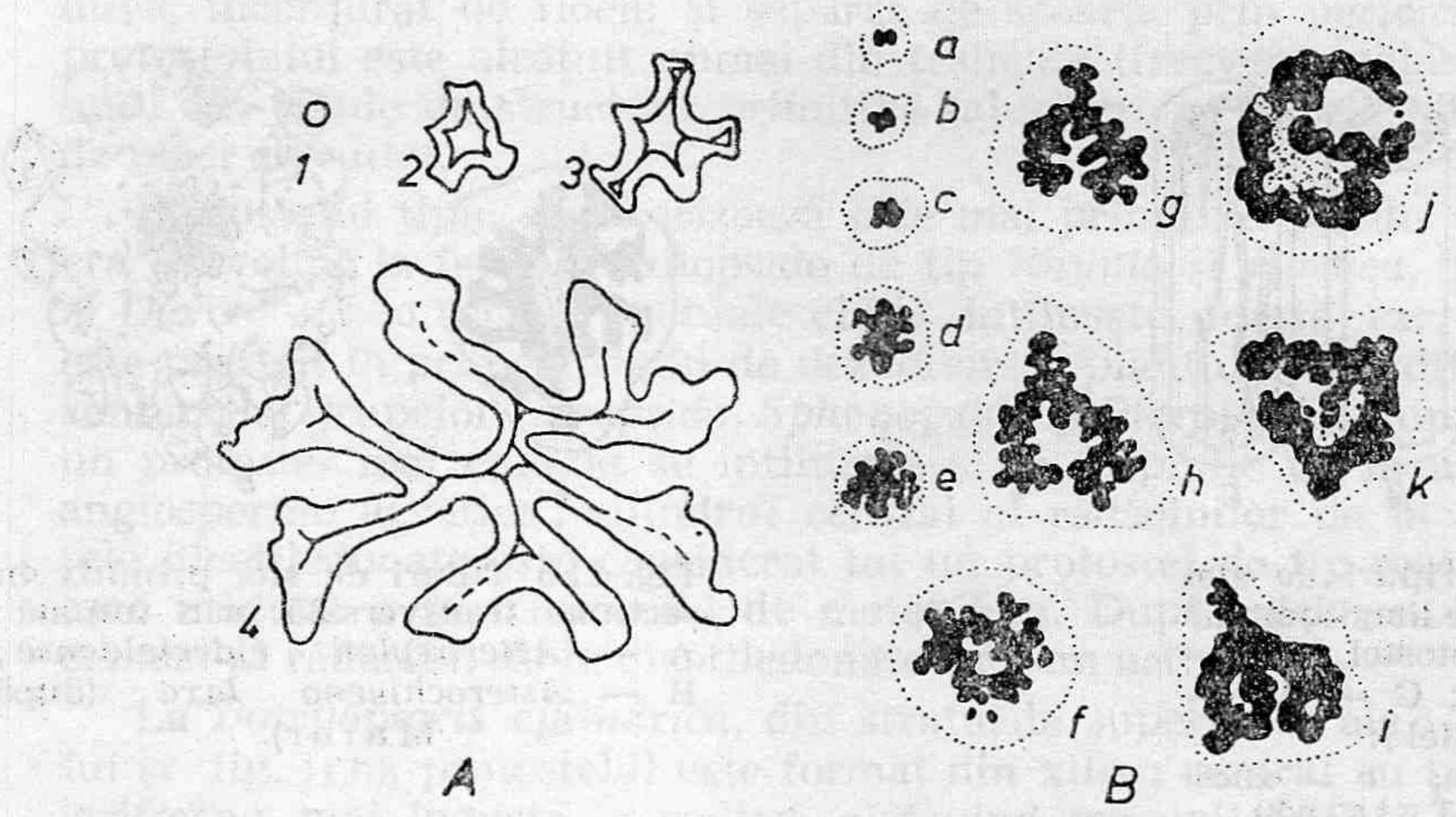


Fig. II.6 Tipuri de stel primitiv în secțiune transversală :
A : *1 — Botryopteris cylindrica ; 2 — Ankyropteris grayi* (exemplar subțire) ; *3 — Ankyropteris grayi* (exemplar mai gros) ; *4 — Astrochlaena laxa ;* B : *Psilotum triquetrum* — mărirea și complicarea xilemului pe măsura îngroșării tulpinii (a—k) (după M e i e r)

(în special a tulpinii ei), în mod firesc crește și cantiatea de floem, dar mai ales cea de xilem. Dar în timp ce suprafața xilemului crește la pătrat, volumul lui crește la cub ; raportul dintre suprafața și volumul xilemului se schimbă, scade în cazul creșterii dimensiunilor plantei, ceea ce creează un dezechilibru în funcționarea normală a țesuturilor. De aceea devine imperios necesară creșterea suprafeței xilemului, ceea ce se realizează prin schimbarea conturului lui.

c. *Fragmentarea xilemului în porțiuni distincte* (dezintegrarea) este un fenomen larg răspîndit la plantele actuale (fig. II.6, *B*).

După cum am arătat, la ferigile primitive xilemul formează o coloană compactă (în cazul protostelului) sau un cilindru plin cu măduvă (în cazul sifonostelului ectofloic și a celui amfifloic) ; asemenea situații se întîlnesc și la unele ferigi actuale mai puțin evoluate, aparținînd genurilor *Psilotum, Tmesipteris, Lycopodium* (fig. II.6, *B*).

La formele mai evoluate xilemul se fragmentează (divide) în fascicule sau cordoane, care din cînd în cînd se unesc între ele și se despart din nou. Uneori fragmentarea xilemului este însoțită și de fragmentarea floemului, iar alteori chiar de cea a periciclului și endodermei (care înconjoară părțile separate ale xilemului). Acest proces duce la dezintegrarea stelului unic în steluri mai mici, separate, fiecare cu valoare de fascicul hadrocentric și numite *meristeluri*. Fiecare meristel are xilemul în centru, înconjurat complet de floem, iar la periferie, de periciclu și endodermă.

Acest proces de dezintegrare a xilemului are loc odată cu formarea frunzelor și a ramurilor pe tulpină. De fiecare dată, cînd din tulpină pleacă o frunză sau o ramură, stelul trimite elemente conducătoare al căror ansamblu formează, după caz, o „urmă foliară" sau o „urmă rameală" ; plecarea acestor elemente conducătoare creează în stel o breșă, un orificiu, care nu se va închide decît mai sus și care se numește „fereastră foliară" sau „fereastră rameală".

Dacă aceste „ferestre“ sînt numeroase și de dimensiuni mari, sifonostelul amfifloic (solenostelul) ia aspectul unui cilindru reticulat, iar acest tip de stel disociat se numește *dictiostel*, întîlnit la multe specii actuale de ferigi leptosporangiate (de ex. fam. *Polypodiaceae*).

Unitatea stelului există întotdeauna, însă ea nu mai apare pe o simplă secțiune transversală, unde se observă o serie de fascicule izolate (meristeluri) dispuse neregulat ; de aceea această structură a fost calificată de unii autori ca polistelică.

În multe cazuri, fiecare meristel are o structură concentrică, xilemul, central, fiind înconjurat complet de floem, periciclu și endodermă proprie (de ex. *Dryopteris, Aspidium, Pteridium, Polypodium* ș.a.) ; uneori floemul, periciclul și endoderma pot să nu existe decît la fața externă a xilemului : aceasta este structura colaterală care se observă, de exemplu, la *Osmunda regalis* și care va fi aceea a fasciculelor liberolemnoase din tulpina cu structură primară de la spermatofite, care alcătuiesc *eustelul* și *atactostelul*.

Prin fragmentarea xilemului, ca și în cazul modificării conturului său extern, se realizează mărirea suprafeței de contact a traheidelor cu celulele vii, preîntîmpinîndu-se cel puțin într-o anumită măsură, scăderea raportului între suprafața și volumul xilemului.

d. *Vitalizarea* reprezintă pătrunderea celulelor vii în masa compactă de xilem sau, mai exact, diferențierea țesutului meristematic în vase de lemn și celule vii de parenchim lemnos. Prin aceasta se ajunge ca în xilem să existe tot atîtea celule vii, cîte vase de lemn sînt.

La spermatofite, în lemnul secundar vitalizarea se realizează de către razele medulare. În mod obișnuit doar 1% din traheide nu vin în contact cu razele medulare ; la conifere, numărul razelor medulare care ating aceeași traheidă variază între 1 și 6.

Toate procesele analizate mai sus și care au loc mai mult sau mai puțin concomitent în cursul evoluției sistemului conducător, duc în cele din urmă la mărirea suprafeței de contact a elementelor moarte de xilem cu celulele vii.

Odată cu creșterea continuă a dimensiunilor plantelor apar două cerințe, care joacă un rol foarte important în timpul diferențierii celulare, în cursul evoluției cormofitelor :

— necesitatea aprovizionării mereu crescînde cu apă și săruri minerale dizolvate în ea, precum și a susținerii plantei în poziție verticală ; aceasta duce la dezvoltarea tot mai puternică a sistemului conducător și a țesuturilor mecanice (mai ales la periferia tulpinii) ;

— necesitatea depunerii substanțelor de rezervă elaborate în procesul de asimilație clorofiliană ; aceasta duce la dezvoltarea țesuturilor de depozitare îndeosebi în măduvă și în scoarță.

Mersul evoluției sistemului conducător (stelului) este ilustrat de către W. Zimmermann prin schema din figura II.7.

La baza acestei scheme se află *protostelul* (fig. II.7, *1*), ca tip inițial, primitiv de stel, caracteristic celor mai primitive plante vasculare, celor mai primitivi reprezentanți ai diferitelor lor grupe : *Rhynia, Hornea, Psilotum, Tmesipteris, Botryopteris,* unor specii de *Lepidodendron* ș.a. ; totodată, protostelul este caracteristic ferigilor actuale din grupele *Lycopsida, Sphenopsida* și *Pteropsida,* în primele stadii de dezvoltare a plantulelor.

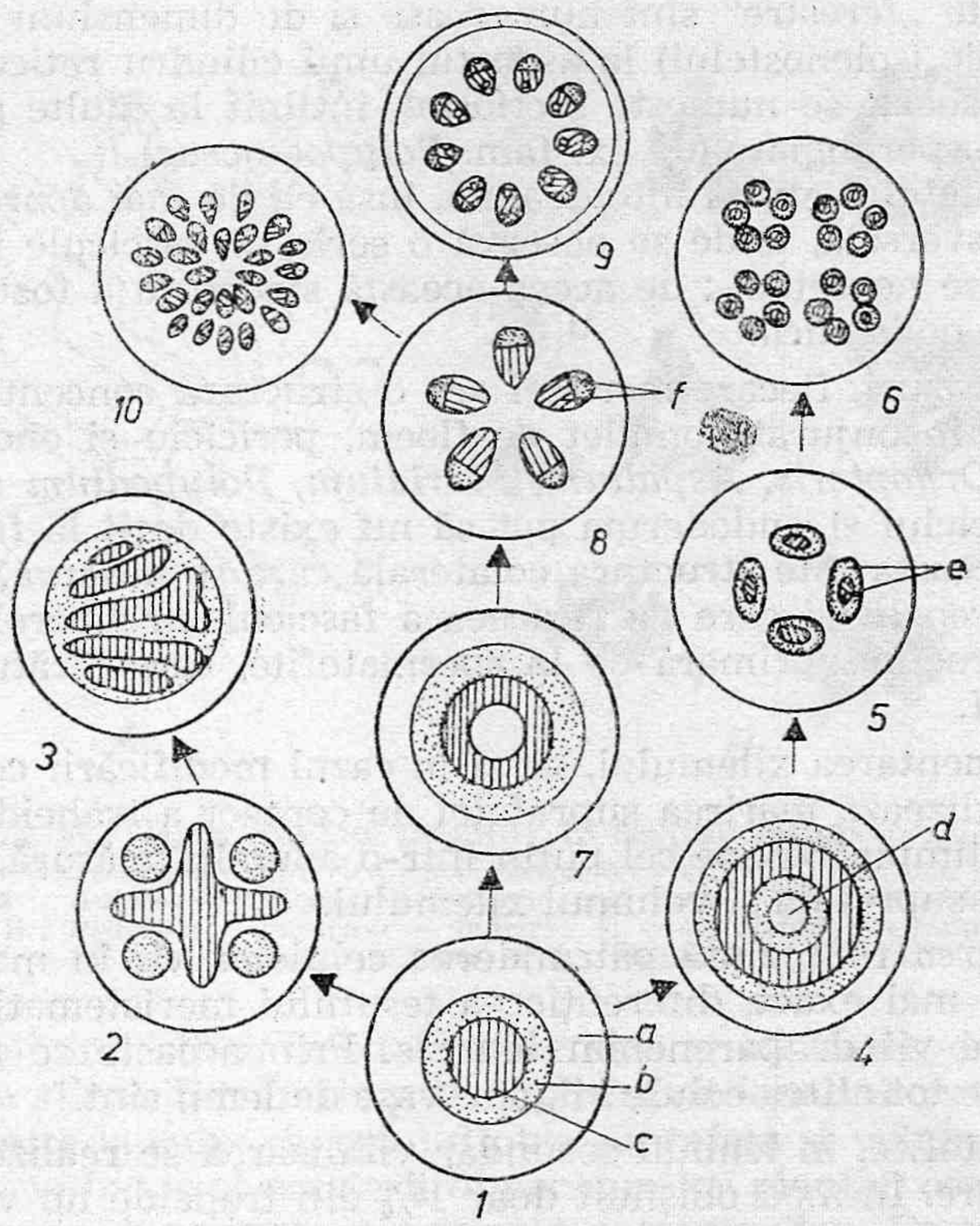


Fig. II.7 — Direcțiile de evoluție a stelului (tipuri de stel în secțiune transversală) :

1 — protostel ; *2* — actinostel ; *3* — plectostel ; *4* — solenostel (sifonostel amfifloic) ; *5* — dictiostel ; *6* — polistel ; *7* — solenoxil (sifonostel ectofloic) ; *8* — eustel (cu fascicule de tip colateral deschis) ; *9* — artrostel (cu fascicule de tip bicolateral) ; *10* — atactostel (cu fascicule de tip colateral închis) ; *a* — scoarță ; *b* — floem ; *c* — xilem ; *d* — măduvă ; *e* — meristel (fascicul hadrocentric) ; *f* — fascicul colateral (după J. F u t a k)

Începînd de la protostel, evoluția stelului a avut loc pe trei direcții principale : direcția actinostelului, direcția eustelului și direcția dictiostelului amintite și în mare, caracterizate atunci cînd am analizat procesele ce au avut loc în vederea măririi suprafeței de contact dintre vasele de xilem și celulele vii.

1. *Direcția actinostelului* (fig. II.7, *2—3*)

a. Xilemul își schimbă conturul extern, luînd forma unei stele neregulate, iar apoi regulate. Paralel și pînă la o anumită limită s-a modificat și aspectul general al floemului. În felul acesta rezultă *actinostelul* (de ex. *Asteroxylon*).

b. Ulterior xilemul se divide în porțiuni separate, printre acestea pătrunzînd floemul. În felul acesta rezultă *plectostelul* (de ex. *Lycopsida*). La *Lycopodium clavatum* xilemul este fragmentat în cordoane care uneori se unesc între ele, fiind formate din traheide scalariforme și celule de parenchim lemnos. Au loc dezintegrarea și vitalizarea xilemului.

2. *Direcția eustelului* (fig. II.7, 7—9)

a. Prin transformarea traheidelor centrale ale protostelului în elemente vii, cu pereți subțiri, rezultă un *sifonostel ectofloic* sau solenoxil. Această transformare se face prin procesul de medulare.

b. Ulterior xilemul se divide în fascicule izolate, separate de raze parenchimatice, localizate în fața locurilor unde de la stel pornesc spre frunze ramificațiile lui. În felul acesta rezultă *sifono-eustelul,* fasciculele de xilem fiind dispuse pe un cerc în secțiune transversală.

c. Urmează și fragmentarea floemului, rezultînd astfel fascicule libero-lemnoase de tip colateral, cu floem la exterior și xilem (avînd dezvoltarea centrifugă) la interior. Se realizează astfel *eustelul,* caracteristic pentru structura primară a tulpinii de la gimnosperme și angiospermele dicotiledonate, fasciculele conducătoare fiind de tip colateral deschis și dispuse pe un singur cerc în secțiune transversală. Cînd fasciculele sînt de tip bicolateral, stelul se numește *artrostel.*

d. La angiospermele monocotiledonate întîlnim un *atactostel,* fasciculele conducătoare fiind de tip colateral închis și dispuse pe două sau mai multe cercuri ori dispersate neregulat în secțiune transversală (fig. II.7, *10*).

Rezultatele studiilor relativ mai recente, așa cum arată K. Esau, au condus la presupunerea că sistemul conducător al spermatofitelor provine nu din sifonostelul ectofloic al unor ferigi, ci direct dintr-o structură protostelică mai veche, de tipul celei întîlnite la pteridosperme. Mersul probabil al evoluției este ilustrat de figura II.8, unde sînt date exemple de stel de la pteridosperme și de la unele conifere actuale.

În structurile primitive, urmele (fasciculele) spre organele laterale se ramifică radiar de la exteriorul coloanei protostelice, nerămînînd lacune (fig. II.8, *A*). Stelul se despică în coloane longitudinale și, ca urmare, apare măduva (fig. II.8, *B*). Despicarea ulterioară a coloanelor de țesut conducător duce la formarea mai multor cordoane discrete (fig. II.8, *C, D*), care împreună cu urmele foliare sînt omoloage fasciculelor caulinare din simpodiile coniferelor actuale. În acest fel, conform noii concepții, formarea ferestrelor foliare nu este legată direct de despicarea cilindrului cen-

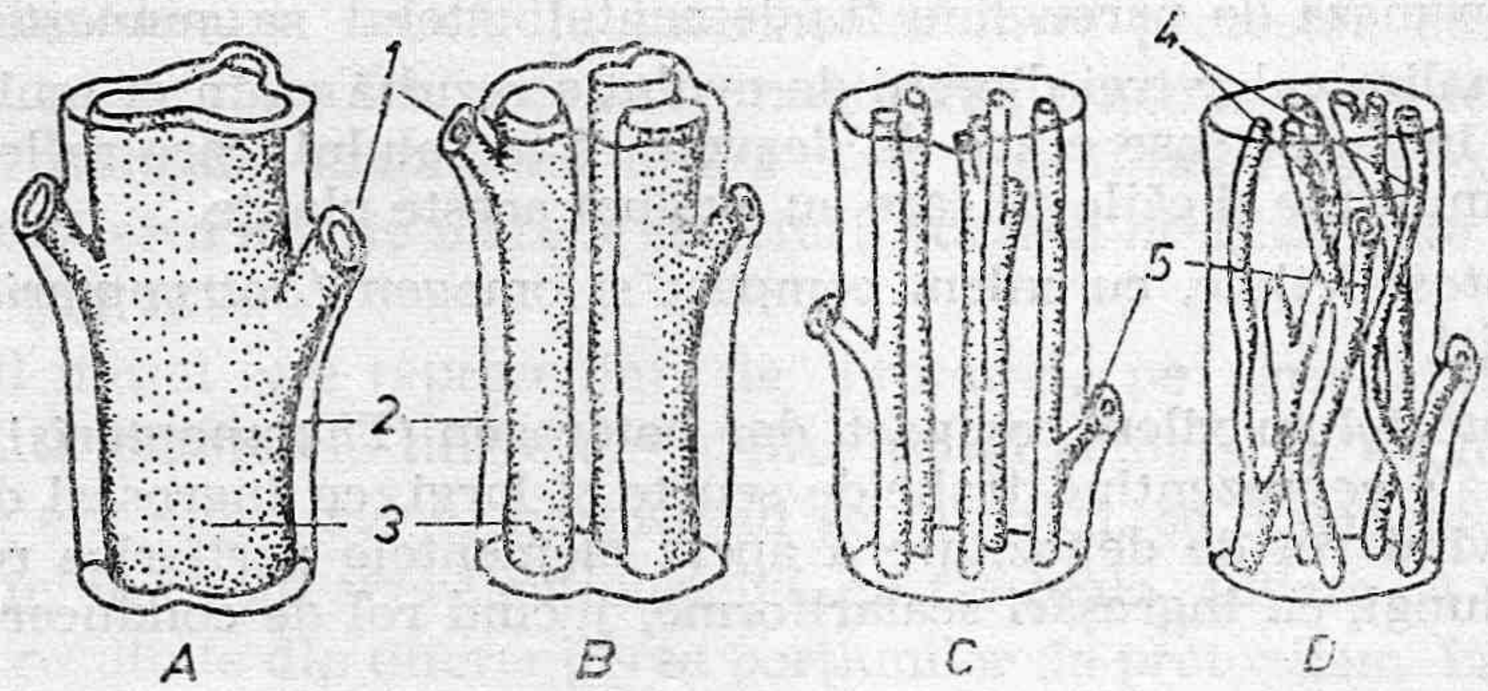


Fig. II.8 Scheme ce ilustrează direcția probabilă a evoluției sistemului conducător primar la pteridosperme și gimnosperme (secțiuni longitudinale) :

A — *Aneurophyton* — protostel compact, tricostat ; B — *Stenomyelon* — sistem conducător trifascicular, cu măduvă ; C — *Archaeopteris* — sistem conducător polifascicular, cu măduvă mai bine dezvoltată; *D* — tipul Conifere — sistem conducător polifascicular ; *1* — apendici ; *2* — scoarță primară ; *3* — stel ; *4* — fereastră foliară ; *5* — urme foliare (după Esau)

tral la strămoșii spermatofitelor și de aceea termenul de urmă foliară, referitor la acest grup de plante, are doar o importanță descriptivă.

Deși schema evolutivă prezentată în figura 8 se încheie cu coniferele, ea conduce la dicotiledonate și, probabil, la monocotiledonate, deoarece structura stelului la conifere și angiosperme este, în principiu, aceeași.

Pe de altă parte, așa cum arată V. H. T u t a i u k, există și păreri conform cărora eustelul și atactostelul ar reprezenta două subtipuri de dictiostel, apărute tot prin evoluția sifonostelului amfifloic, la care ulterior a dispărut floemul intern, rămînînd doar cel extern.

3. *Direcția dictiostelului* (v. fig. II.7, *4—6*).

Din protostel și, posibil, din sifonostelul ectofloic sau chiar din actinostelul primar a provenit solenostelul, numit încă și *sifonostel amfifloic*, care se caracterizează prin dispunerea bilaterală a floemului, de o parte și de alta a xilemului. În acest caz există atît endodermă externă, spre scoarță, cît și endodermă internă, spre măduvă.

În fața locului de unde pornește o frunză, în tubul stelului se formează o fereastră foliară umplută cu parenchim ; prin ea măduva se unește cu scoarța. În final, întregul stel se transformă într-o rețea cu alveole largi. Pe o secțiune transversală întregul sistem conducător pare a fi format din steluri mici, izolate, numite meristeluri. Fiecare meristel, cu xilemul în centru, înconjurat de floem, este prevăzut cu periciclu și endodermă proprie. În felul acesta rezultă *dictiostelul*, puternic parenchimatizat, la care fiecare tub ciuruit, fiecare traheidă sau trahee vine în contact cu o celulă parenchimatică vie. Parenchimul este localizat în măduvă, razele medulare, ferestrele foliare și rameale, în periciclu. Prin aceasta se mărește suprafața de contact dintre elementele conducătoare moarte și celulele de parenchim vii, în strînsă corelație cu mărirea suprafeței corpului plantei, cu gradul ei de ramificare.

Dictiostelul tipic are puține meristeluri, dispuse adesea pe un singur cerc. Cînd numărul meristelelor este mai mare, iar acestea sînt grupate în mai multe cercuri (fiecare cerc avînd valoarea unui dictiostel tipic) înplîntate în masa de parenchim fundamental, stelul se numește *polistel*.

Din analiza celor trei direcții de evoluție rezultă că în grupul pteridofitelor se întîlnesc șase etape de dezvoltare a stelului, care reflectă posibilitățile multiple și căile pe care au evoluat aceste plante.

a. *Protostel* tipic, cu xilem compact și omogen *(Botryopteris, Grammatopteris)*.

b. *Protostel* cu xilem compact, dar heterogen *(Thamnopteris)*, elementele centrale reprezentînd traheide scurte și largi, cu îngroșări de tip reticulat, avînd rol de depozitare a apei ; elementele periferice reprezintă traheide lungi, cu îngroșări scalariforme, jucînd rol de conducere a sevei brute.

c. *Solenoxil* sau sifonostel ectofloic, cu xilemul dispus în jurul măduvei, fără elemente de parenchim între traheide *(Osmundites dunlopi)*.

d. *Sifono-eustel*, cu xilemul divizat în numeroase fascicule separate de raze medulare parenchimatice *(Osmundites dowkeri)*. La unele specii *(Osmundites kolbei)* măduva conține atît celule parenchimatice, cît și traheide.

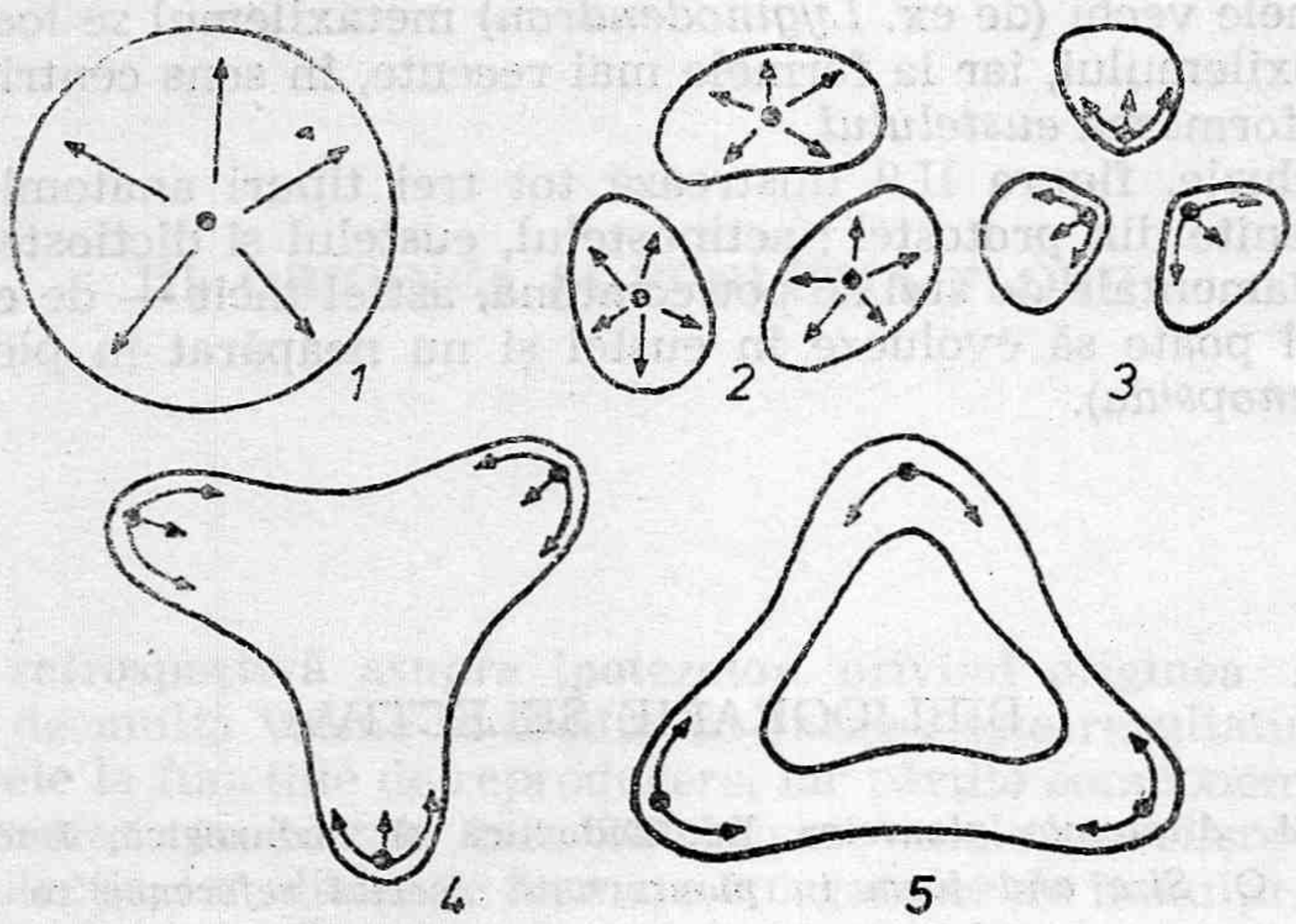


Fig. II.9 Schema trecerii de la protostel la eustel și sifonostel, elaborată de Zimmermann, în 1954 :
1 — protostel; *2* — polistel; *3* — eustel; *4* — actinostel; *5* — sifonostel
(după Meier)

e. *Sifono-eustel,* cu xilemul divizat în fascicule separate de raze floemice înguste, care fac legătura între floemul intern și cel extern *(Osmunda cinnamomea).*

f. *Dictiostel,* în care fiecare meristel, cu valoare de fascicul hadrocentric, este înconjurat de periciclu și endodermă, măduva unindu-se cu scoarța prin intermediul ferestrelor foliare *(Osmundites carnieri).*

Tulpinile plantulelor tinere de la ferigile leptosporangiate au întotdeauna structură de tip protostelic. Odată cu vîrsta, se trece treptat de la protostel la solenoxil, solenostel, pînă la dictiostel.

După W. Zimmermann (1954), evoluția sistemului conducător ar fi putut decurge și în alt mod. Plecînd de la faptul că sifonostelul nu reprezintă întotdeauna un stadiu intermediar între protostel, dictiostel și eustel, Zimmermann prezintă următoarea schemă nouă de evoluție a stelului, mult mai simplă, dar fără a oferi posibilitatea de a explica detaliat diversitatea atît de mare a structurii tulpinii de la diferite grupe de cormofite (fig. II.9).

Stadiul inițial este reprezentat de *protostel,* pe care-l întîlnim la *Rhynia* și la plantulele tinere ale multor ferigi actuale. În evoluția ulterioară (de ex. *Asteroxylon*) protostelul se ramifică, se fragmentează parțial și în felul acesta apare *actinostelul,* cu fascicule foliare și fascicule caulinare rezultate din diferențierea porțiunilor de protoxilem. La formele mai recente, metaxilemul se dezvoltă numai centripet și numărul de porțiuni protoxilemice devine mai mare. Astfel, la *Lepidodendron* găsim un actinostel, iar la *Lycopsida* un plectostel.

Apariția *dictiostelului* are loc pe aceeași cale, numai că protoxilemul protostelului se fragmentează complet în fascicule separate, care devin centrele diferitelor meristeluri.

La formele vechi (de ex. *Lyginodendron*) metaxilemul se localizează în jurul protoxilemului, iar la formele mai recente, în sens centrifugal, ceea ce duce la formarea *eustelului.*

În concluzie, figura II.9 ilustrează tot trei tipuri anatomice de stel, toate provenite din protostel : actinostelul, eustelul și dictiostelul. Aceste tipuri fundamentale de stel se pot combina, astfel încît — de exemplu — actinostelul poate să evolueze în eustel și nu neapărat în plectostel (de ex. la *Sphenopsida*).

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Andrei, M. *Anatomia plantelor.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1978.

Bower, F. O. *Size and form in plants with special reference to the primary conducting tracts.* Ed. Edward Arnold, London, 1930.

Camefort, H., Paniel, J. *Morphologie et anatomie des végétaux vasculaires.* Ed. G. Doin et C^ie^, Paris, 1962.

Ciobanu, I. *Morfologia plantelor.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1971.

Deysson, G. *Eléments d'anatomie des plantes vasculaires.* Ed. Sédes, Paris, 1965.

Esau, K. *Plant anatomy* (2nd. ed.), John Wiley, New York, 1965.

Ezau, K. *Anatomia semennîh rastenij.* T. 1—2. Izd. Mir, Moskva, 1980.

Futak, J. *Flóra Slovenska.* I. Všeobecná časť Vidov. Slovenskej Akadémie vied, 1966.

Fahn, A. *Plant anatomy.* Ed. Pergamon Press, Hebrew, 1977.

Grințescu, I. *Curs de botanică generală.* Ed. Univ. Cluj, 1928—1934.

Guttenberg, H. Von. *Pflanzenanatomie.* Akademie Verlag, Berlin, 1966.

Kaussmann, B. *Pflanzenanatomie.* VEB Gustav Fischer Veralg, Jena, 1963.

Kiseleva, N. S. *Anatomia i morfologhia rastenij.* Izd. Vîșeișaia școla, Minsk, 1976.

Mejer, K. I. *Morfoghenia vîșșih rastenij.* Izd. Mosk-go Univ-ta, 1958.

Strasburger, E., Noll, F., Schenck, H., Schimper A. F. V. *Lehrbuch der Botanik* (ed. 31, prelucrată de Denffer, D., Ehrendorfer, F., Mägdefrau, K., Ziegler, H.). VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 1978.

Șerbănescu-Jitariu, G., Toma, C. *Morfologia și anatomia plantelor.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1980.

Ștefureac, Tr. *Evoluția plantelor oglindită în opere recente de botanică filogenetică.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1973.

Tahtadjean, A. L. *Morfologhiceskaja evoliuția pokrîtosemennîh.* Izd. Nauka, Moskva, 1948.

Troll, W. *Allgemeine Botanik.* Fr. Enke Verlag, Stuttgart, 1959.

Tutaiuk, V. H. *Anatomia i morfologhia rastenij* (2^e^ izd.). Izd. Vîșșaia școla, Moskva, 1980.

Zimmermann, W. *Die Phylogenie der Pflanzen.* VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 1930.

Zimmermann, W. *Geschichte der Pflanzen.* Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 1949.

Zimmermann, W. *Stelartheorie und Telomtheorie.* 8^me^ Congr. internat. de Bot., Paris, 1954.

III. ORIGINEA ȘI EVOLUȚIA FLORII

Privire retrospectivă asupra ipotezelor privind originea și evoluția florii. Încă de multă vreme se credea că floarea este rezultatul adaptării unei rămurele la funcțiile de reproducere, iar părțile componente ale unei flori sînt frunze specializate care îndeplinesc unele (învelișurile florale) rolul de protecție, iar altele, de formare a organelor de înmulțire (stamine, pistile). În acest sens, floarea a fost definită ca „o ramură scurtă (brahiblast) cu creștere limitată, ale cărei frunze poartă organele de reproducere" (Sachs, Pax, Engler, Wettstein).

Această ipoteză s-a sprijinit pe numeroase observații din diferite domenii de cercetare ale botanicii sistematice, care însă nu toate au fost corect interpretate.

Astfel, morfologia unor flori dă posibilitatea observării trecerii progresive (metamorfoză progresivă) a frunzelor spre bractei și sepale, a sepalelor spre petale, a petalelor spre stamine (la nufărul alb : *Nymphaea alba*) și a staminelor spre carpele *(Helleborus, Papaver, Rosa).* În unele cazuri *teratologice* (metamorfoză regresivă) se poate constata la cîteva specii spontane (*Delphinium* sp.) sau cultivate, revenirea staminelor și a carpelelor la stadiul de foliole verzi sau diferit colorate. În primul caz se poate deduce originea sepalelor din frunze modificate. Conform altor ipoteze rezultă că petalele provin nu din frunze, ci din stamine devenite sterile și ale căror filamente se lățesc luînd forma petalelor propriei flori, de care nici nu se mai deosebesc. La marginea acestor petale se pot observa uneori anterele staminelor *(Canna indica).*

În aceste cazuri, numărul staminelor din floare se reduce, în schimb numărul petalelor crește. Floricultorii cunoscînd acest fenomen, au creat soiuri și varietăți noi de plante decorative.

Astfel, din bujorul, macul, trandafirul, garoafa și alte specii spontane *(Ranunculaceae)* care au 5 petale și mai multe stamine, prin cultură și selecție, floricultorii au obținut soiuri cu numeroase petale diferit colorate, dar lipsite total *(Paeonia officinalis)* sau aproape total de stamine. Prin îmbogățirea elementelor corolei s-a accentuat și mai mult efectul decorativ al florilor. Pe baza acestor exemple și-a fundamentat Goethe teoria privitoare la metamorfismul organelor florale.

La unele plante din mediul natural (*Geraniaceae, Tiliaceae, Linaceae, Zingiberaceae, Amaryllidaceae, Cannaceae* ș.a.) se observă la androceu una sau mai multe stamine sterile, ale căror filamente sînt mai mult sau mai puțin lățite, ajunse sau nu în stadiul de petale, denumite *staminodii.* Ele atestă posibilitatea trecerii staminelor în unele cazuri spre petale și nu invers.

Natura pur foliară a pistilului și a componentelor sale (ovulele) a fost pusă la îndoială încă cu mult timp înainte. Unii botaniști au afirmat că,

pistilul posedă o parte apendiculară formînd peretele carpelelor și o parte inferioară de origine axilară care poartă învelișurile florale. *Cercetările ontogenetice* atestă că, în mugurele floral se diferențiază în vîrf meristemul apicalo-axial, generator al țesutului sporogen, din care rezultă staminele și pistilele. La baza acestuia din promeristemul receptacular se formează sepalele și petalele de origine foliară, care nu au nici o legătură ontogenetică cu staminele și pistilele.

Concepțiile actuale privitoare la originea și evoluția florii. Din datele recente ale fitopaleontologiei, ontogeneticii și ale anatomiei comparate, rezultă că definiția clasică a florii, conform căreia acest organ reprezintă o rămurică scurtată purtînd frunze reproducătoare, nu este exactă și deci nu corespunde realității. Primele flori au apărut în procesul filogeniei la gimnospermele străvechi. Florile gimnospermelor sînt mai frecvent unisexuate și mai rar bisexuate. Atît florile bărbătești — staminele — cît și cele femeiești — ovulele — au rezultat din sporangii pteridofitelor ancestrale. Sporangele și sporofila pteridofitelor sînt de origine caulinară. Natura caulinară a sporangilor este foarte evidentă la pteridofitele străvechi *(Rhynia, Asteroxylon* etc.), situați fiind în vîrful ramificațiilor dihotomice ale tulpinilor. La pteridofitele actuale, în cursul filogeniei, prin procesul de foliarizație, sporangii au devenit dorsoventrali.

Originea și evoluția staminelor. Descoperirile din domeniul fitopaleontologiei ajută la înțelegerea originii florilor, pe care o redăm în scheme (fig. III.1 și III.2) bazate pe realități, atestate mai ales de fosilele vegetale străvechi.

La pteridofitele fosile de tipul *Rhyniales,* în vîrful ramificațiilor fertile se găsește cîte un sporange (fig. III.1, *1*). În procesul evoluției, datorită probabil și schimbării climei de la umedă spre mai puțin umedă, odată cu procesul de foliarizare (fig. III.1, *2—3*), ramurile dihotomice fertile s-au contractat succesiv, aducînd în contact doi sporangi învecinați, situați pe sporofile. Contactul îndelungat dintre cei doi sporangi de *Rhyniales* a determinat unirea lor într-un *sinangiu bilocular*, dînd naștere unei *antere*, susținută de o foliolă solziformă (sporofila) sau de un filament, rezultînd astfel *stamina* primelor gimnosperme (fig. III.1, *4—6*). Deci, fiecare anteră a staminei de gimnosperme este formată din 2 saci polenici, echivalenți cu 2 sporangi de pteridofite primitive (fig. III.1, 5 *a*), uniți într-un sinangiu bilocular, situați pe o foliolă solziformă, reprezentînd sporofila. Din cele de mai sus, rezultă că stamina primelor gimnosperme *(Pteridospermales)* a apărut direct din unirea a 2 sporangi de pteridofite primitive de tipul *Rhyniales*.

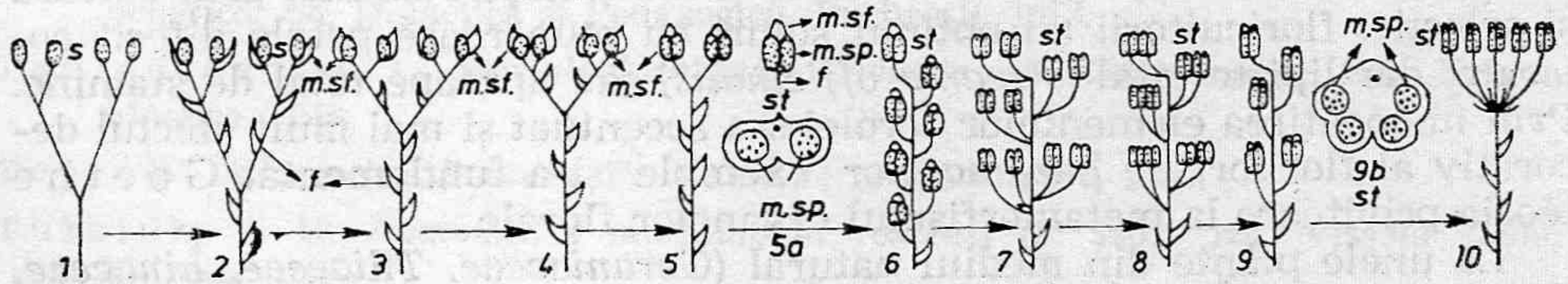


Fig. III.1. Schema etapelor filogenetice străbătute de sporangii de *Rhyniales*, pînă la stamina (floarea bărbătească) de gimnosperme și angiosperme:

1 — Sporangi (S) de *Rhyniales* în vîrful ramurilor dihotomice ; *2—3* — contractarea și foliarizarea (*f*=frunze, *m.sf*=microsporofile) ramurilor ; *4—5* — apropierea și unirea a cîte 2 sporangi (microsporangi) situați pe sporofile (microsporofile) într-un sinangiu bilocular (progimnosperme), rezultînd stamina (st. 5a) de gimnosperme (*m.sf.*=microsporofila, *m.sp.*=2 microsporangi=2 saci polenici, *f*=filament) ; *6* — floare bărbătească de gimnosperme ; *7—9* — contractarea, apropierea și unirea a cîte două stamine de gimnosperme, rezultînd stamina *(st)* de angiosperme cu 4 microsporangi *(9b)* respectiv saci polenici ; *10* — floare bărbătească de angiosperme cu cinci stamine.

Originea staminei de gimnosperme poate fi ilustrată chiar la *Psilotales*, pteridofite străvechi, care continuă să supraviețuiască pînă în zilele noastre. Sporangii acestor plante sînt uniți într-un sinangiu bilocular sau trilocular, constituind faza intermediară între sporangi și stamine. La *Equisetatae*-le paleozoice, 4 sporangi liberi s-au unit într-un sinangiu tetralocular *(Palaeostachya)*, care echivalează cu o stamină etc.

Noi considerăm că geneza staminei de gimnosperme a parcurs următoarele etape : apariția heterosporiei la pteridofitele străvechi, reprezentată de microsporangi cu numeroși microspori de sex bărbătesc și de macrosporangi cu 4 macrospori de sex femeiesc. Prin unirea a 2 microsporangi de *progimnosperme (Archaeopteridae)* într-un sinangiu bilocular a rezultat stamina primelor gimnosperme *(Pteridospermales, Lyginopteridales)* cunoscute azi numai ca fosile.

Celulele sporogene din cei 2 saci polenici, respectiv din cei 2 microsporangi, în urma meiozei au dat naștere la numeroși *microspori*, numiți și *androspori*, respectiv grăuncioare de *polen*, care sînt mononucleați. În urma germinării polenului, în interiorul acestuia se formează un *microprotal*, alcătuit la gimnospermele primitive din numeroase celule, iar la cele mai evoluate ele se reduc la 3—2 celule. Alături de microprotal și celula vegetativă, în grăunciorul de polen se află o *celulă* fertilă *anteridială*, care prin diviziune dă naștere la 2 anterozoizi flagelați, la gimnospermele primitive, sau la 2 nuclei spermatici neflagelați, la cele mai evoluate.

Generația gametofitică bărbătească a gimnospermelor, spre deosebire de cea a pteridofitelor din care au provenit, este foarte mult redusă și închisă în polen pînă în momentul polenizării, fiind protejată de intemperiile vremii. Generația gametofitică bărbătească a pteridofitelor heterospore, reprezentată de microprotal, format pe sol în urma germinării microsporului, nu se poate dezvolta decît în condiții de umiditate ridicată. Se cunosc și exemple de pteridofite *(Selaginella apus, S. rupestris)* a căror microspori nu germinează pe sol, ca la majoritatea celorlalte specii, ci adăpostiți în sporange. În interiorul microsporului, prin germinare ia naștere un microprotal cu celule anteridiale care generează anterozoizi biciliați, eliberați prin crăparea membranei microsporului. Abia după acest stadiu, microsporul cu microprotal și anteridii este eliberat din microsporange, căzînd peste macrosporii din macrosporange.

Spre sfîrșitul Jurasicului (după unii chiar mai înainte), schimbarea climei, precum și alte fenomene geologice care au avut loc, au determinat modificări morfo-anatomice adaptative ce au cuprins atît aparatul vegetativ, cît și cel de reproducere al gimnospermelor.

Astfel, staminele unei gimnosperme străvechi, în urma contractărilor succesive au ajuns în contact și s-au unit două cîte două, rezultînd o stamină nouă de angiosperme cu 4 saci polenici (fig. III.1, 7—*10*). Stamina angiospermelor reprezintă deci un sinangiu de 4 microsporangi (saci polenici, fig. III.1, 9 *b*) de gimnosperme arhaice.

Originea staminei de angiosperme din cea de gimnosperme este atestată de structura acesteia la mesteacăn, plop, nuc, nalbă etc. Staminele acestor plante sînt bifide, fiecare anteră posedînd cîte 2 saci polenici (microsporangi) ca și gimnospermele și nu cîte 4, ca la majoritatea angiospermelor. La speciile de *Euphorbiaceae* și *Stercullariaceae* cei 4 saci polenici (microsporangi) sînt încă net separați, asemănător celor de la pteridofite.

În urma diviziunii meiotice a țesutului sporogen din anterele staminei, iau naștere grăuncioarele de polen cu care începe generația gametofitică. Polenul este învelit de 2 membrane, una internă subțire (intina) și alta externă, groasă, netedă sau echinulată, cu pori sau cu brazde (exina), care constituie un important criteriu de identificare a genurilor și speciilor de angiosperme. În interiorul polenului se află 2 celule : una mare, *vegetativă* și alta *generativă* mai mică, lenticulară, situată în apropierea intinei. Rezultă deci că generația gametofitică bărbătească a angiospermelor este mult mai redusă decît la gimnosperme, fiind reprezentată doar de 2 celule închise în polen.

Originea și evoluția ovulului și ovarului. Ovulul gimnospermelor este un organ complex, omolog cu o ramificație dihotomică de pteridofite primitive, contractată, purtînd în vîrf un macrosporange de origine caulinară, foliarizat în cursul filogeniei.

Ovulul este alcătuit la exterior dintr-un țesut protector numit *integument*. Sub integument se află un organ ovoid, *nucela,* format dintr-un țesut parenchimatic. Nucela este omologată cu macrosporangele pteridofitelor din care s-a și format. Ovulul poate fi uni- sau biintegumentat.

Etapele filogenetice străbătute de ovul sînt asemănătoare cu cele parcurse de stamină (fig. III.2). Se pornește de la sporangii de *Rhyniales*, care prin contractări și foliarizări succesive ajung să fie situați pe sporofile. În procesul meiozei, în interiorul sporangilor se formează numeroși spori, dar numai 4—1 sînt fertili, dînd naștere la tot atîția *macrospori*, restul se dezorganizează. Astfel ia naștere *macrosporangele* situat pe *macrosporofilă* (fig. III.2, *1—3*). Cu timpul, odată cu aridizarea climei, macrosporofila s-a repliat în jurul macrosporangelui protejîndu-l de uscăciunea mediului înconjurător. Contactul îndelungat dintre macrosporofilă și macrosporange determină sudarea lui și formarea *integumentului* dînd naștere *ovulului* de gimnosperme primitive, situat la baza unei bractei numită *carpelă* (fig. III.2, *4—6*). Integumentul înconjoară complet macrosporangele, respectiv *nucela,* nelăsînd decît o mică deschidere apicală în formă de por, numită *micropil*. Uneori integumentul este liber,

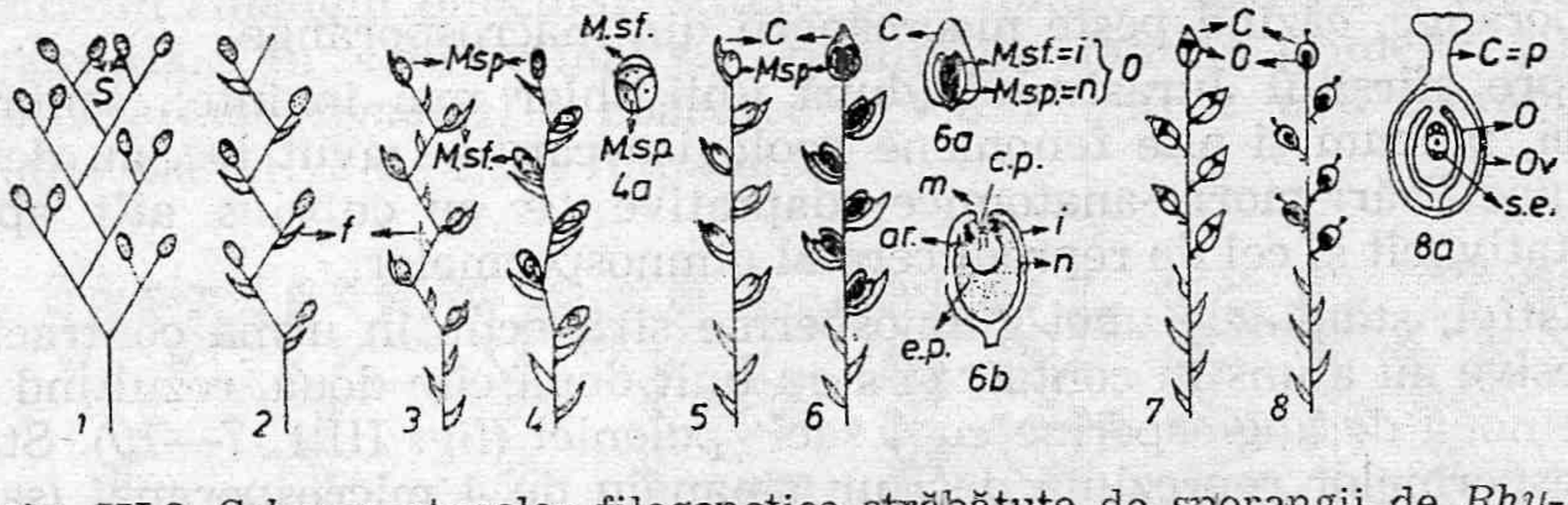


Fig. III.2. Schema etapelor filogenetice străbătute de sporangii de *Rhyniales* pînă la ovulul (floarea femeiască) de gimnosperme și la ovarul de angiosperme :

1 — Sporangi *(S)* de *Rhyniales* ; *2—3* — contractarea și foliarizarea (*f*=frunze, *M.sf*=macrosporofilă) ramurilor; *4* — răsucirea și sudarea sporofilei (macrosporofilei) în jurul sporangelui (macrosporangelui, *M.sp*) în interior cu 4 macrospori (4a) ; *5* — foliarizarea (C=carpelă) macrosporangelui învelit de macrosporofilă ; *6* — transformarea macrosporofilei *(6a)* în integument *(i)* protejînd macrosporangele devenit nucelă *(n)*, luînd naștere ovulul *(o)* de gimnosperme situat la baza carpelei *(C)* ; *6b* — ovulul de gimnosperme, în interior cu macroprotal, numit endosperm primar *(e.p.)* cu arhegoane *(ar)* ; *7—8* — replierea carpelei în jurul ovulului dînd naștere pistilului *(p)*, respectiv ovarului *(Ov)* de angiosperme *(8a)* ; în interiorul ovulului se află sacul embrionar *(s.e.)*, respectiv macroprotalul.

nesudat de nucelă, sau este vascularizat, prevăzut cu stomate și peri ca și frunzele, trădîndu-și astfel originea.

Etapele de repliere a macrosporofilei în jurul macrosporangelui pot fi sesizate atît la pteridofitele fosile, cît și la cele actuale, atestînd modul de formare și originea integumentului ovular. Astfel, la macrosporofila de la *Selaginella spinulosa* se observă clar tendința de răsucire în jurul macrosporangelui. La speciile fosile de *Lepidocarpon* sporofila învelește aproape integral macrosporangele, nelăsînd decît o mică deschidere sub forma unui micropil oblic. În afară de *teoria foliară* privitoare la originea integumentului, mai sus menționată, se mai cunosc încă următoarele alte două :

Teoria sinangială afirmă că, prin contractarea ramurilor, sporangii s-au grupat în sori, apoi într-un sinangiu. Din sporangele central rămas fertil a rezultat nucela, iar din cei marginali deveniți sterili, integumentul.

Teoria telomică presupune că integumentul s-a format din ramificațiile telomice sterile, care în procesul evoluției s-au lățit și sudat în jurul sporangelui devenit nucelă. După unii autori, integumentul ar fi putut proveni din țesutul apical al ramurii, situat la baza sporangelui. Aceste teorii nu sînt contradictorii deoarece atît ramurile, sporofilele cît și sporangii au aceeași origine caulinară.

Ovulele situate pe carpelă s-au regrupat în procesul contractării pe un ax amentiform, constituind un *con* cu dimensiuni variabile.

Sporangii pteridofitelor au un perete relativ subțire, dar rezistent și în general dehiscent. În macrosporange prin meioză se formează din țesutul sporogen 4—1 macrospori liberi. La o singură specie de pteridofită fosilă *(Lepidostrobus major*, familia *Lepidodendraceae)* din Carbonifer, unicul macrospor nu era liber ci prins între celulele macrosporangelui. Membrana macrosporilor este groasă și puternic cutinizată. La majoritatea pteridofitelor, macrosporii după eliberarea din macrosporangele dehiscent, cad pe sol unde germinează și dau naștere unui mic macroprotal femeiesc (de la cîțiva milimetri la cîțiva centimetri), care poartă *arhegoane* cu *oosferă*. Deci, generația gametofitică femeiască a pteridofitelor este foarte mult redusă și liberă, independentă de generația sporofitică predominantă, fiind legată de mediul exterior umed și în general umbros.

Spre deosebire de macrosporangele pteridofitelor, într-o nucelă (macrosporange) tînără de spermatofite se disting una sau mai multe celule hipodermice, care constituiesc celulele primordiale ale țesutului sporogen (arhespor). În general, dintre toate celulele arhesporului, doar una singură devine celulă-mamă fertilă, care prin meioză dă naștere la 4 macrospori dispuși liniar. Ultimul macrospor rămîne fertil, ceilalți devin sterili și în final se resorb.

La gimnosperme, *macrosporii* numiți și *ginospori* sînt mai mult sau mai puțin strînși între celulele nucelei (macrosporangelui). Rareori, la unele specii fosile de gimnosperme *(Schützia)* cei 4 macrospori sînt liberi în nucelă (macrosporange).

Spre deosebire de pteridofite, macrosporul spermatofitelor nu cade din macrosporange (nucelă) pe sol, unde șansele germinării sînt minime. El rămîne închis în nucelă unde și germinează fiind protejat de influențele negative ale factorilor de mediu. În timpul germinării macrosporului (ginosporului), vîrful nucelei (macrosporangelui) gimnospermelor arhaice suferă unele remanieri. Astfel, sub micropil, în vîrful nucelei se formează

camera polenică. Apariția camerei polenice semnifică dehiscența nucelei (macrosporangelui), omoloagă cu deschiderea sporangelui de pteridofite.

Macrosporul (ginosporul) prin germinare dă naștere *macroprotalului*, respectiv *endospermului primar*, pe care se formează cîteva arhegoane rudimentare cu oosferă (fig. III.2, *6a*, *6b*). Deoarece macroprotalul — care reprezintă gametofitul femeiesc — rămîne închis în nucelă, fanerogamele se mai numesc și *angioprotaliate* sau *endoprotaliate* (V a n T i e g h e m), spre deosebire de pteridofite care sînt *gimnoprotaliate* sau *exoprotaliate*.

Rezultă deci, că la gimnosperme generația gametofitică femeiască este mult redusă, dezvoltîndu-se nu pe sol și în mod independent de sporofit ca la pteridofite, ci în macrosporange, respectiv în nucela de pe sporofit căruia îi și este subordonată, fiind bine protejată și sustrasă acțiunii nocive a factorilor de mediu defavorizanți. Aceasta este și una dintre importantele cauze care a dat posibilitatea gimnospermelor de a se dezvolta și răspîndi în Mezozoic mult mai bine, decît pteridofitele intrate în declin.

Se cunosc și excepții de pteridofite actuale *(Selaginella apus, S. rupestris)* la care generația gametofitică femeiască — macroprotalul cu arhegoane rudimentare purtînd oosfere — se formează în macrosporul din macrosporange și nu pe sol. În urma germinării, macroprotalul crește în volum determinînd crăparea membranei macrosporului aducîndu-l în contact direct cu mediul exterior. Microsporii germinați cad peste macrosporii din macrosporange. Anterozoizii eliberați din microspor, pătrunzînd în arhegoanele de pe macroprotal, fecundează oosfera dînd naștere zigotului, apoi embrionului. De abia în acest stadiu de dezvoltare, macrosporul cu macroprotal și embrion cade din macrosporange pe sol și generează o nouă plantă de *Selaginella*. Macrosporul de *Selaginella* în interior cu macroprotal și embrion se aseamănă, prin analogie cu o *sămînță*, de care se deosebește mai ales prin lipsa atît a țesutului parenchimatic din macrosporange, cît și a integumentului, respectiv a tegumentului seminal, a cărui origine a fost precizată anterior.

Polenizarea gimnospermelor este în general anemofilă. Polenul, respectiv androsporul eliberat din sacii polenici (microsporangi) ajunge prin intermediul vîntului la ovul, pătrunzînd prin micropil în camera polenică. La gimnospermele primitive se eliberează din polen în lichidul din camera polenică 2 anterozoizi ciliați rezultați în urma diviziunii celulei generative. La gimnospermele mai evoluate, polenul formează un tub prin care cei 2 nuclei spermatici ajung la arhegon în care pătrund. Un nucleu spermatic fecundează oosfera, iar celălalt se resoarbe luînd astfel naștere zigotul și apoi embrionul, însoțit de obicei de mai multe cotiledoane. *Fecundația* la gimnosperme este deci *simplă*. După fecundare, integumentul devine tegument seminal, iar ovulul *sămînță*, situată liber pe carpelă. Gimnospermele nu produc fructe. Pe sol, în condiții favorabile, sămînța germinează, dînd naștere unei noi plante de gimnospermă, care reprezintă generația sporofitică.

Semințele sînt caracteristice nu numai gimnospermelor ci și angiospermelor, alcătuind împreună o categorie de plante numite *spermatofite*.

Sub influența aridității climei din Jurasic, *carpela* unor gimnosperme străvechi s-a repliat în jurul ovulului pe care-l proteja de uscăciune, dînd naștere în procesul evoluției unui organ nou — *pistilul* — din ovarul căruia după fecundare a rezultat *fructul* (fig. III.2, *7—8*) adăpostind în interior semințele. Plantele ale căror semințe sînt închise în fruct au fost denumite *angiosperme*.

La angiosperme, spre deosebire de gimnosperme, macrosporul este strîns legat de țesutul nucelei nu numai anatomic, ci și fiziologic. Consecințele acestor relații strînse se manifestă la macrospor prin membrană foarte subțire, rareori cutinizată, iar în stadiul de tetradă cei 4 macrospori nu se separă unii de alții prin membrane. În timpul germinării macrosporului, în partea apicală a nucelei (macrosporangelui) nu se formează camera polenică ca la gimnosperme.

Prin germinarea macrosporului ia naștere un macroprotal rudimentar numit *sac embrionar*, alcătuit din 8 nuclei din care se individualizează 7 celule : 3 sînt situate spre micropil, dintre care una centrală mai mare — *oosfera* — înconjurată de 2 *sinergide ;* spre polul opus se găsesc 3 *antipode*, iar în centru *nucleul secundar* al sacului embrionar (fig. III.2, *8a*). Aceste 7 celule au o garnitură cromozomială haploidă, cu excepția nucleului secundar care este diploid.

Rezultă deci, că la angiosperme generația gametofitică femeiască s-a redus și mai mult decît la gimnosperme, fiind și în acest caz total subordonată sporofitului pe care se formează în ovul, sustrasă influenței factorilor de mediu nocivi care se manifestă intens pe sol.

Polenizarea angiospermelor se realizează atît autogam (direct), cît și alogam (indirect) prin intermediul vîntului (anemofil) și insectelor (entomofil) care se hrănesc cu nectarul și polenul din flori.

Grăunciorul de polen ajuns pe stigmatul pistilului germinează și formează un tub polenic, în vîrful căruia înaintează celula vegetativă, urmată de celula generatoare, care prin diviziune dă naștere la 2 gameți numiți *spermatii*. Tubul polenului străbate țesutul stigmatului, stilului, micropilul ovulului, țesutul nucelar submicropilar, pînă ajunge în sacul embrionar. Celula vegetativă dispare, o spermatie fecundează oosfera dînd naștere zigotului, apoi embrionului cu 2—1 cotiledoane, iar cea de-a doua spermatie se unește cu nucleul secundar al sacului embrionar, formînd un nucleu triploid, din care prin mitoză rezultă *endospermul secundar*, bogat în substanțe albuminoide. Deci, angiospermele, spre deosebire de gimnosperme, se caracterizează printr-o *fecundație dublă*. După fecundare, din ovul rezultă *sămînța*, iar din peretele ovarului *fructul*, care poate fi cărnos sau uscat.

Rezultă din cele de mai sus că, elementele indispensabile din floarea angiospermelor sînt staminele grupate într-un *androceu*, precum și pistilele a căror totalitate formează *gineceul*. Originea acestor organe de reproducere a fost precizată anterior. O floare de angiosperme poate fi atît *bisexuată* (cu androceu și gineceu), cît și *unisexuată* (cînd posedă numai androceu sau numai gineceu).

Dar floarea angiospermelor este alcătuită adesea și din *învelișuri protectoare*, unul extern — *caliciu* — format din *sepale* libere (dialisepal) sau unite (gamosepal) și altul intern — *corola* — alcătuită din *petale* care de asemenea pot fi libere (dialipetală) sau unite (gamopetală), formînd împreună *periantul*. Florile pot fi asimetrice și simetrice (actinomorfe și zigomorfe). Sînt și angiosperme la care florile sînt lipsite de periant sau el este rudimentar, numite ahlamidee. Învelișurile florale își au originea în frunze așa cum s-a mai precizat. Se cunosc și cazuri în care petalele provin din stamine devenite sterile.

Elementele protectoare și de reproducere ale angiospermelor pot fi dispuse pe receptacul spirociclic, hemiciclic și ciclic pe 5—4 (rareori pe 3—2 sau 6) cercuri concentrice.

Florile pot fi distribuite pe tulpină solitar sau grupate în inflorescențe monopodiale (spic, racem, corimb, umbelă, capitul, calatidiu) și simpodiale (monochaziu, dichaziu, pleiochaziu). Cercetările morfo-anatomo-ontogenetice atestă că inflorescența este un stadiu prefloral, iar floarea solitară o inflorescență foarte contractată, fenomen observat realmente la reprezentanții familiei *Caprifoliaceae, Oleaceae (Jasminum), Rubiaceae* etc.

În procesul evoluției, floarea angiospermelor a fost supusă la numeroase modificări, legate mai ales de adaptarea plantelor la diferite condiții de mediu.

Astfel, de la spirociclie și hemiciclie, caractere primare, floarea a evoluat spre dispoziția ciclică a elementelor componente. De la un număr mare de stamine și pistile, floarea a evoluat în direcția reducerii elementelor reproducătoare. Apocarpia și poziția superioară a pistilelor a fost urmată de sincarpie și dispunerea inferioară a gineceului. Gamofilia elementelor protectoare este considerată ca un caracter evoluat în comparație cu diafilia etc.

Rezumînd relatările privitoare la originea și evoluția florii, atestate mai ales de datele fitopaleontologiei, rezultă că staminele și ovulele au rezultat din sporangele pteridofitelor străvechi. Stamina gimnospermelor a luat naștere din unirea a 2 microsporangi de pteridofite heterospore, iar a angiospermelor din contopirea a 2 stamine de gimnosperme arhaice.

Ovulul gimnospermelor își trage obîrșia din macrosporangele pteridofitelor heterospore (progimnosperme), care în urma aridizării climei a fost învelit de macrosporofila protectoare dînd naștere integumentului. Pistilul angiospermelor s-a format în urma replierii carpelei în jurul ovulului de gimnosperme străvechi, protejîndu-l de intemperii care erau într-o continuă schimbare.

În concluzie, mecanismul fundamental al genezei florii în cursul filogeniei se poate rezuma la gruparea progresivă a sporangilor, inițial dispersați în vîrful ramurilor, unirea într-un sinangiu bi- și tetralocular a unora deveniți stamine, învelirea cu un integument al altora rezultînd ovulul, în combinare cu fenomenele de contractare, reducere și de foliarizare. Din cele de mai sus rezultă că filogeneza tinde, peste tot unde este posibil, spre simplificări din ce în ce mai mari.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Abbayes, H., Chadefaud, M. și colab. *Botanique.* Masson et C-ie Editeurs, Paris, 1963.

Gotham, W., Weiland, H. *Lehrbuch der Paläobotanik.* Akad. Verlag Berlin, 1973.

Pop, I. și colab. *Botanică sistematică.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1983.

Jacob, F., Jäger, E. I., Ohmann, E. *Kompendium der Botanik.* VEB G. Fischer Verlag, Jena, 1981.

Strasburger, E., Noll, F. și colab. *Lehrbuch der Botanik.* VEB G. Fischer Verlag, Jena, 1971.

Wettstein, R. *Handbuch der systematischen Botanik* I—II. Fr. Deuticke, Leipzig-Wien, 1924, 1935.

IV. PRINCIPALII PARAZIȚI LA OM ȘI ANIMALE, IMPORTANȚA LOR. MIJLOACE DE COMBATERE

Parazitologia prezintă o mare importanță aplicativă în practica medicală, zootehnică sau piscicolă. Prevenirea sau vindecarea unor parazitoze impune cunoașterea paraziților ce le provoacă și mijloacele de combatere a lor.

Din punct de vedere sistematic, principalii paraziți la om și animale fac parte dintre protozoare și viermi.

PROTOZOOLOGIE

Protozoare parazite se întîlnesc în diferite clase ale încrengăturii *Protozoa* și sînt deosebit de importante deoarece provoacă boli grave ce aduc prejudicii sănătății omului și animalelor domestice, provocînd uneori mari pagube în creșterea acestora.

Cl. Flagellata cuprinde un număr mare de forme parazite la om și animale, multe dintre ele răspîndite în zonele tropicale.

Costia necatrix parazitează pe pielea peștilor, în special păstrăv și crap producînd moartea în masă mai ales a puietului (fig. IV.1). Peștii infestați prezintă pete albe pe piele. Profilaxia impune îndepărtarea peștilor bolnavi.

În zonele calde o acțiune foarte gravă o au tripanosomele și leishmaniile, care provoacă parazitoze grave. Sînt paraziți heteroxeni, gazdele intermediare fiind diferite insecte hematofage. La om se întîlnesc : *Trypanosoma gambiense, T. rhodesiense* în Africa tropicală și ecuatorială, *T. cruzi* în America de Sud, *Leishmania donovani, L. tropica, L. infantum* în zona mediteraneeană ; la animale se întîlnesc speciile : *T. brucei, T. evansi, T. levisi, T. equiperdum etc.* (fig. IV.2).

Trichomonas vaginalis parazitează în vagin, mai rar în uretră sau vezică la femei. Corpul oval sau piriform, de 15—30 μ lungime, prezintă 3 pînă la 5 flageli anteriori, o membrană ondulantă și un axostil rigid (fig. IV.3; *A*). Infestarea se face prin contact sexual, prin lenjerii murdare, băi în aceleași recipiente etc. Provoacă leucoree și prurit, fenomene de vaginită, cistită și uretrită, datorită iritării epiteliului vaginal. Trihomonoza poate duce la scăderea fertilității, poate avea influențe negative asupra sarcinii și împiedică condițiile normale de viață. Tratamentul este local și general pe cale medicamentoasă. Este răspîndită pe tot globul.

Trihomonoza se întîlnește și la bărbați, localizată pe căile urogenitale. Parazitul ia o formă atipică, rotund, piriform, de 2—4 μ. Boala se manifestă printr-o secreție uretrală și arsuri la micțiune.

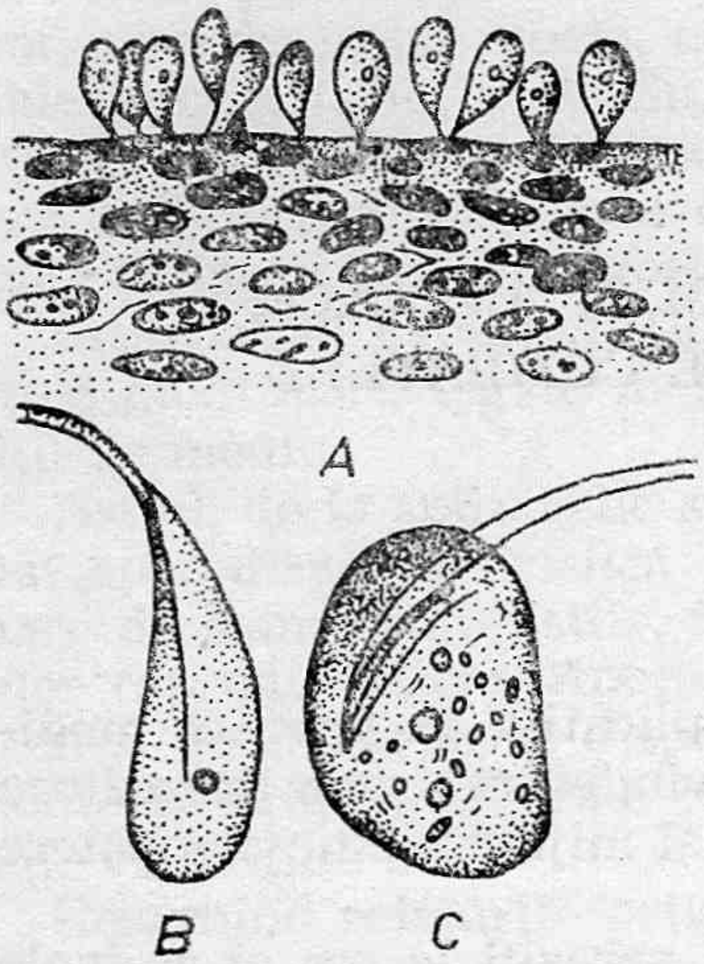


Fig. IV.1. *Costia necatrix* :
A — porţiune din epiderma de păstrăv atacată; B — vedere ventrală ; C — vedere laterală.

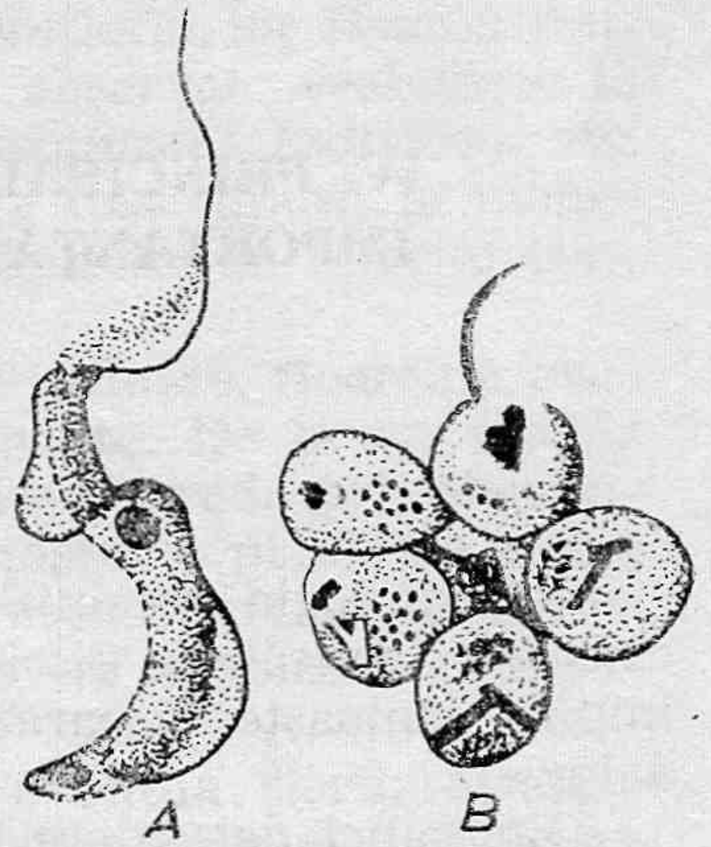


Fig. IV.2. *Trypanosoma equiperdum* (A), *Leishmania donovani* (B).

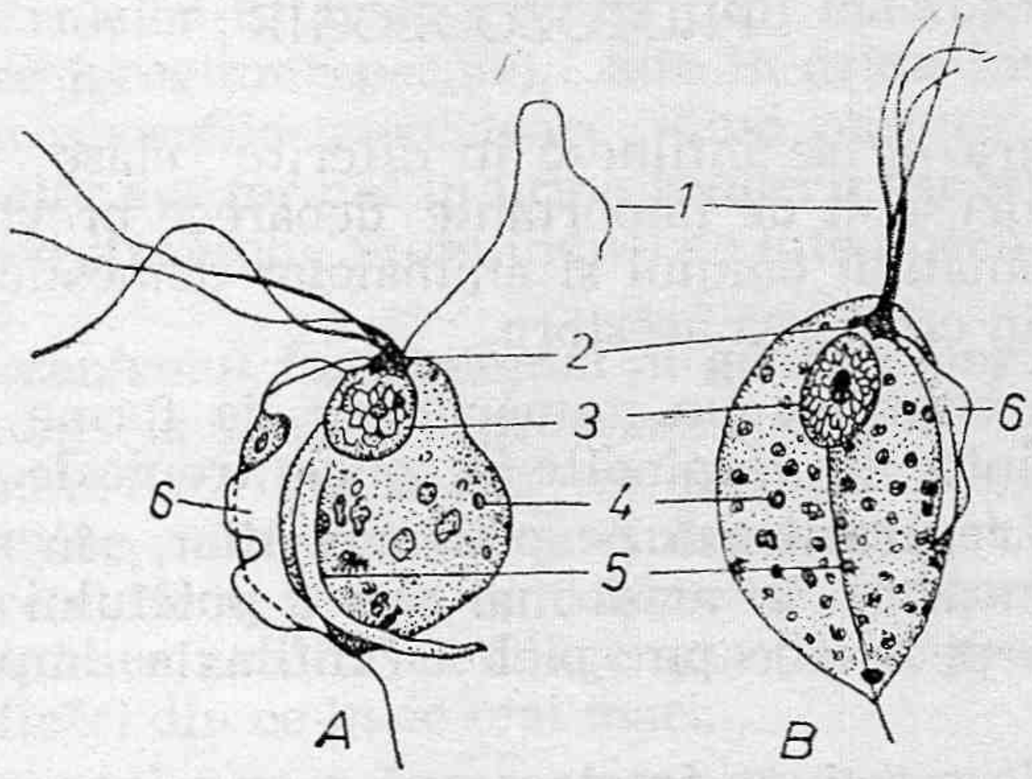


Fig. IV.3. *Trichomonas vaginalis* (A) ; *Trichomonas intestinalis* (B) :
1 — flageli ; *2* — blefaroplaşti ; *3* — nucleu ; *4* — citoplasma ; *5* — axostil ; *6* — membrana ondulantă.

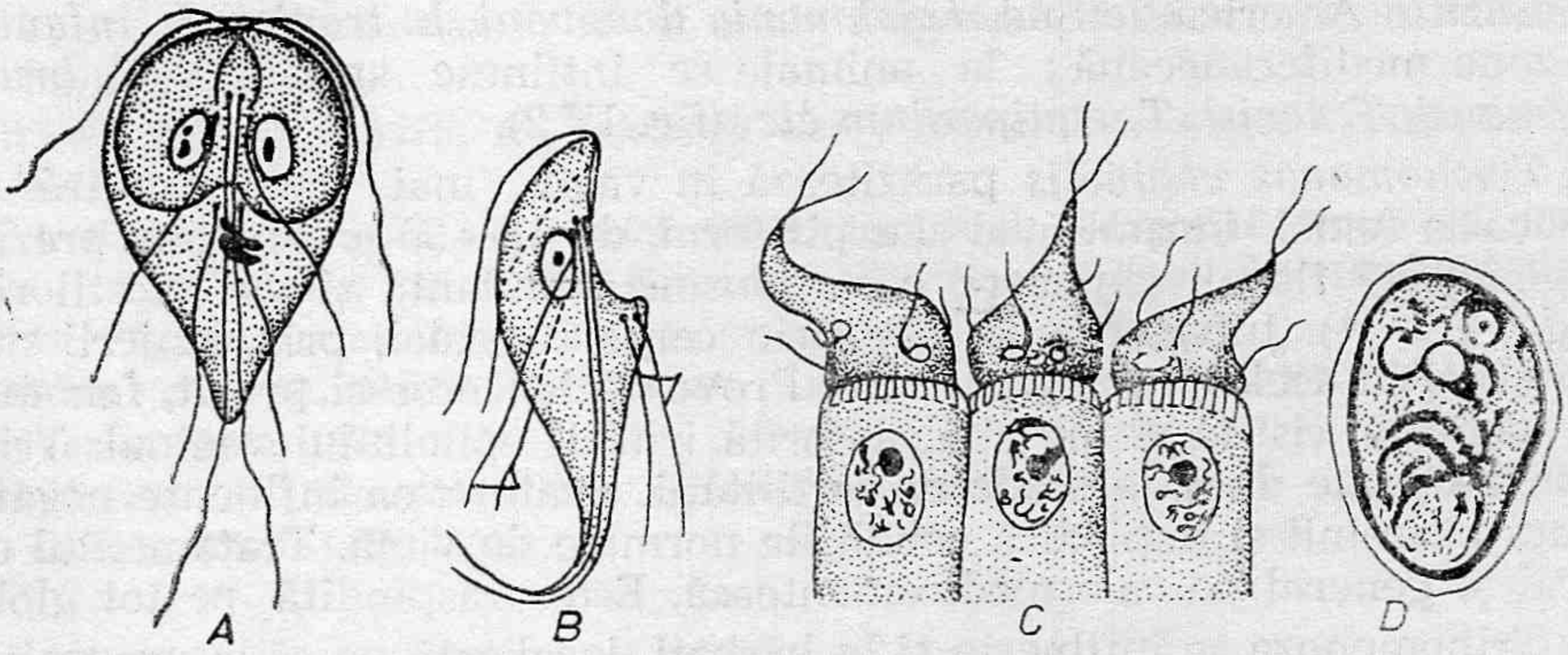


Fig. IV.4. *Lamblia (Giardia) intestinalis* :
A — vedere ventrală; B — vedere laterală; C — lamblii fixate pe celulele epiteliale; D — chist.

Trichomonas intestinalis avînd 10—15 μ (fig. IV.3, *B*) se localizează în intestinul gros, mai rar în cel subțire. Provoacă scaune diareice cu aspect dizenteriform. Contaminarea se face prin apă, alimente infestate sau prin intermediul mușt elor. Ca profilaxie este necesară depistarea și tratarea bolnavilor ca și respectarea igienei. Este răspîndită pe tot globul.

Lamblia (Giardia) intestinalis parazitează mai ales în duoden la om provocînd enterocolite. Este piriformă, de 10—20 μ turtită dorso-ventral și cu o depresiune antero-ventrală în dreptul căreia se găsesc 2 nuclei. Dintre nuclei pleacă 3 perechi de flageli : anteriori, laterali și posteriori, iar a patra pereche de flageli laterală, își are originea în urma ventuzei. Dă chiști cu 2—4 nuclei și resturi de flageli în formă de S (fig. IV.4).

Lambliaza sau giardioza se manifestă prin dureri abdominale intermitente, balonare, greață, uneori diaree cu 10—20 scaune pe zi. Acestea pot fi însoțite de tulburări nervoase la copii sau de cefalee, migrene, oboseală și insomnii la adulți. Poate agrava hepatite, dizenterii sau alte afecțiuni asociate. Infestarea se face prin ingerarea chiștilor din apă, legume și fructe nespălate sau prin contactul direct. Ca profilaxie se recomandă amplasarea corespunzătoare a latrinelor, controlul coprologic al copiilor din colectivități și adulților care lucrează cu ei și tratarea medicamentoasă a celor parazitați.

Cl. Sarcodina. În *ordinul Amoebina* se întîlnesc diferite specii de *Entamoeba* care produc parazitoze cu localizări variate.

Entamoeba coli se localizează în lumenul intestinului gros la om. Are o formă neregulată de 30—35 μ, cu un nucleu mare central și un nucleol excentric (fig. IV.5, *A*). Este un parazit incolin* și comensal, nehematofag, hrănindu-se cu microfloră intestinală. Formează chiști de 15—20 μ, conținînd 8 nuclei și baghete siderofile ca substanțe de rezervă (fig. IV.5, *B*). Chiștii constituie forma infestantă. Este o formă nepatogenă dar poate exacerba colitele. Este răspîndită pe tot globul cu o frecvență pînă la 100% în zonele calde și numai de 5—10% în țara noastră.

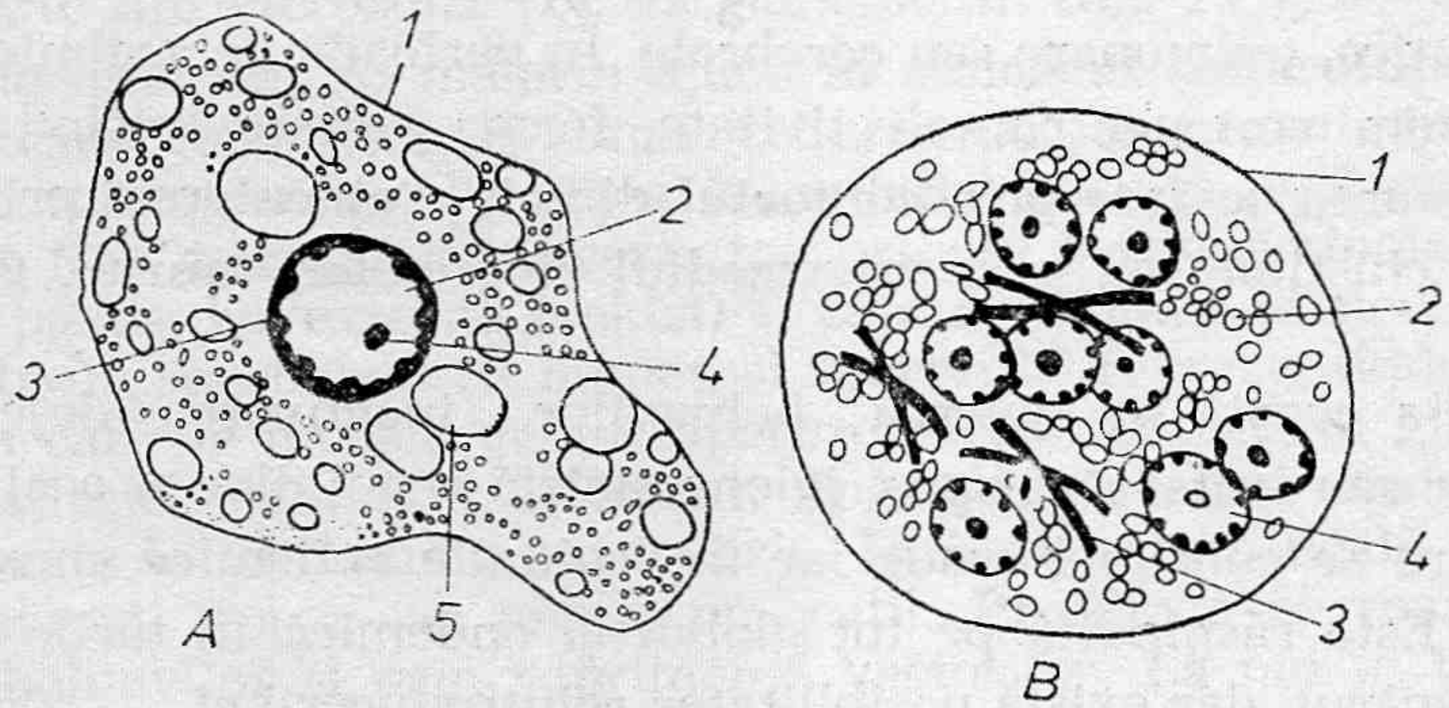


Fig. IV.5. *Entamoeba coli.* A — forma vegetativă :
1 — citoplasma vacuolizată ; *2* — nucleul central ; *3* — membrana nucleară ; *4* — nucleol excentric ; *5* — granulații de cromatină pe fața internă a membranei nucleare ;
B — Chist :
1 — membrană chistică ; *2* — citoplasmă ; *3* — baghete siderofile ; *4* — nucleu.

---

* Incolinism — formă de conviețuire a două organisme în care unul folosește gazda numai ca adăpost.

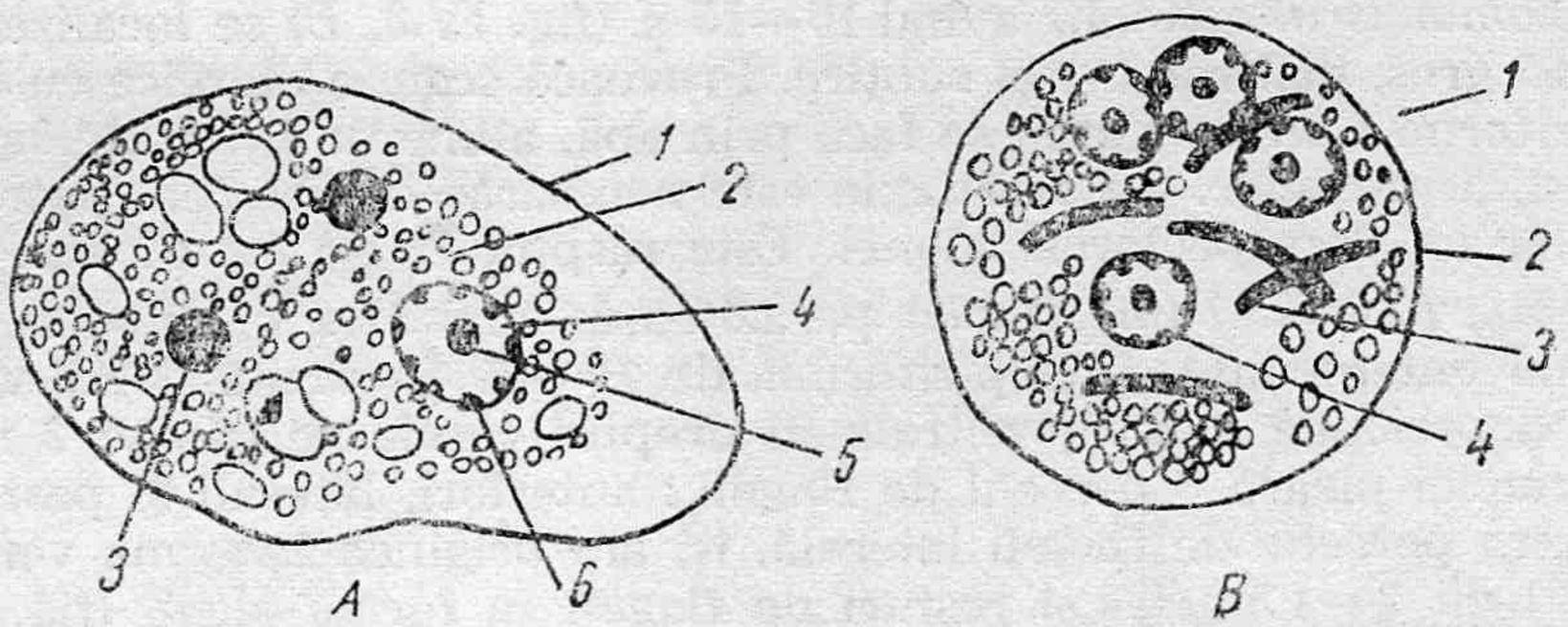


Fig. IV.6. *Entamoeba dysenteriae.* A — forma vegetativă magna :
1 — citoplasma refringentă ; *2* — endoplasma granulară ; *3* — eritrocite înglobate ; *4* — nucleau excentric ; *5* — nucleol central ; *6* — granulații cromatice ale membranei nucleare ;
B — Chist :
1 — membrana chistică ; *2* — citoplasma ; *3* — baghete siderofile ; *4* — nucleu.

Entamoeba dysenteriae (histolitica) este tot un parazit al intestinului gros întîlnit sub trei forme ce pot trece una în alta. Forma *minuta* de 15—20μ este nehematofagă hrănindu-se cu microfloră intestinală ; *forma magna (histolitica)* (fig. IV.6, *A*) de 20—30 μ, are forma neregulată cu nucleul excentric și nucleolul central. Este hematofagă provocînd ulcerații intestinale și abcese supurative, pînă la perforații intestinale. Chistul prezintă 4 nuclei și baghete siderofile scurte și groase (fig. IV.6, *B*). Provoacă dizenteria amoebiană sau amoebiaza care se manifestă prin dureri abdominale și 8—30 scaune sanguinolente în 24 ore. Boala debutează cu 5—6 zile febrile, după care urmează o perioadă de acalmie de 2—4 luni pînă la 2 ani, în funcție de rezistența bolnavului. Acesta slăbește, se anemiază, tegumentele devin rugoase, gingiile hemoragice însoțite de stări depresive. În cazul antrenării amoebelor în circulație pot da abcese hepatice, pulmonare sau cerebrale. În perioada de acalmie bolnavul devine contaminant pentru colectivitate, forma *minuta* trecînd atunci în chiști. Infestarea se face prin contactul direct, vehicularea prin apă ori alimente a chiștilor sau prin intermediul insectelor (muște, gîndaci de bucătărie).

Profilaxia constă în izolarea bolnavilor, inactivarea dejecțiilor cu lapte de var sau sulfat de cupru, igiena strictă a mîinilor și a alimentelor vegetale care se consumă crude iar în regiunile endemice consumul de apă fiartă. Este răspîndită pe tot globul și endemică în țările tropicale. La noi a dispărut, dar există posibilitatea reintroducerii ei.

Cl. Sporozoa cuprinde numai forme parazite, printre care o deosebită importanță patogenă o au genurile : *Plasmodium, Eimeria, Babesia* și *Toxoplasma*. Se cunosc 50 specii de *Plasmodium*, dintre care 4 s-au adaptat la om.

Plasmodium vivax, P. malariae, P. falciparum și *P. ovale* provoacă malaria, paludismul sau frigurile de baltă, boală endemo-epidemică, cu evoluție cronică. Parazitul trece în ciclul său evolutiv prin două gazde :

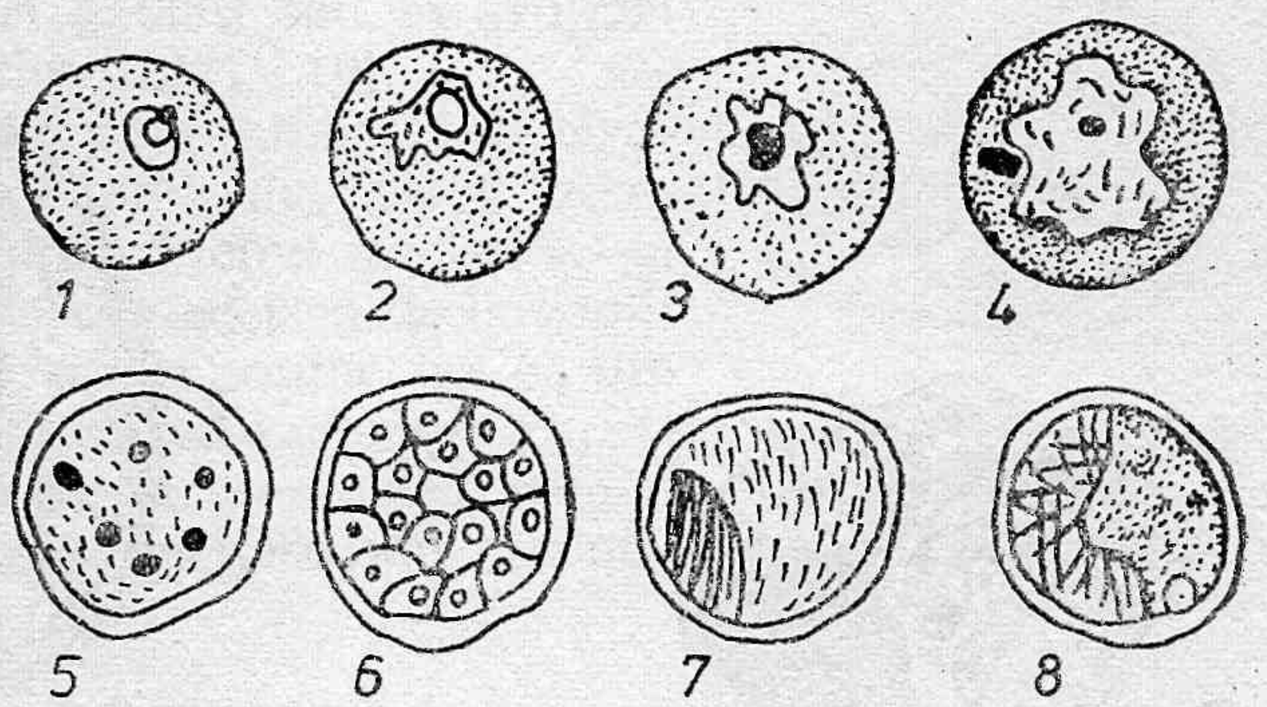


Fig. IV.7. *Plasmodium vivax* :
ciclul eritrocitar :
1 — inel cu pecete; *2* — inel deformat ; *3* — amibă tînără ; *4* — schizont matur ; *5* — prerozetă ; *6* — rozetă ; *7* — gametocit femel; *8* — gametocit mascul.

una intermediară, omul, în organismul căruia se desfășoară faza schizogonică și formarea gametociților și una definitivă, țînțarul anofel femel, în care au loc fazele gamogonică și sporogonică.

Infestarea la om se face prin inocularea sporozoizilor, prin înțepătura unui țînțar infestat. După o oră sporozoizii ajung cu circuitul sanguin în parenchimul ficatului, cresc și se transformă în trofozoizi. Prin diviziunea nucleului lor iau naștere 800—1000 de merozoizi (schizozoizi) care rup învelișul celular și invadează alte celule hepatice. Aceasta este *faza schizogonică exoeritrocitară*, corespunzătoare perioadei de incubație și care durează 8—11 zile la *P. vivax*, 6 zile la *P. falciparum* și 13—20 zile la *P. malariae*. Apoi merozoizii pătrund în hematii iau întîi forma de inel cu pecete apoi de inel deformat, amibă și schizont matur în decurs de 40 ore (fig. IV.7, *1—4*). Prin schizogonie rezultă 12—24 de merozoizi care se dispun în prerozetă și apoi în rozetă. După 8 ore hematia se rupe, eliberînd în plasmă merozoizii și hemozoina, pigment melanic sub formă de granule negre-gălbui. Acest moment determină accesele de febră însoțite de frisoane care se repetă cu o frecvență variabilă, la 24 de ore la *P. falciparum*, la 48 de ore la *P. vivax*, la 72 de ore la *P. malariae*. Aceasta reprezintă *faza schizogonică eritrocitară* care durează 10—14 zile, după care o parte din merozoizi vor da gametocițiii (fig. IV.7, *5—8*).

Sîngele unui om cu malarie ajuns în stomacul țînțarului conține gametocițiii care vor suferi diviziuni reducționale în urma cărora rezultă macro- și microgameții. În urma fecundației rezultă oochinetul cu care se încheie *faza gamogonică*. Acesta traversează peretele stomacului fixîndu-se pe partea lui externă (ookist) și prin diviziunea nucleului se transformă într-un sporoblast cu numeroși sporozoizi reprezentînd *faza sporogonică* cu care se încheie ciclul. Sporozoizii concentrați în glandele salivare constituie elementul infestant. Infestarea se mai poate face prin transfuzia de la un bolnav cu malarie. Malaria este o boală cronică ducînd la anemii grave sau alte complicații. Profilaxia se realizează prin tratarea bolnavilor și prin suprimarea vectorilor. La noi în țară malaria a fost eradicată.

Eimeridele parazitează în celulele epiteliului intestinal sau hepatic la diferite gazde producînd coccidiozele. Astfel, *Eimeria perforans* și *E. stiedae* dau coccidioza intestinală și hepatică la iepurii de casă, *E. zürni* parazitează în intestin la vitele cornute cărora le provoacă diareea roșie, și *E. avium* la păsări, toate producînd pagube importante.

Toxoplasma gondi parazitează în diferite organe, în special în sistemul nervos la om și la diferite animale. Corpul este oval alungit de 6—8 μ

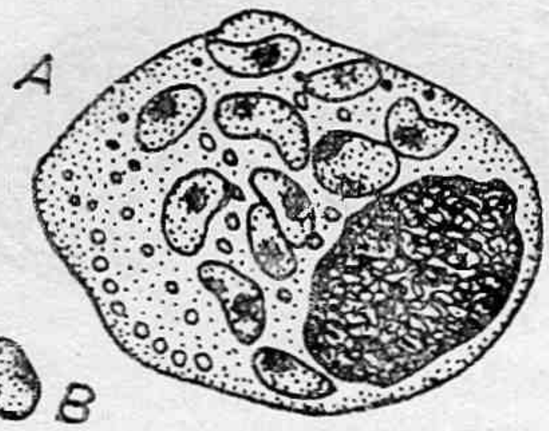


Fig. IV.8. *Toxoplasma gondi* :
A — în interiorul unui leucocit ; B — formă liberă.

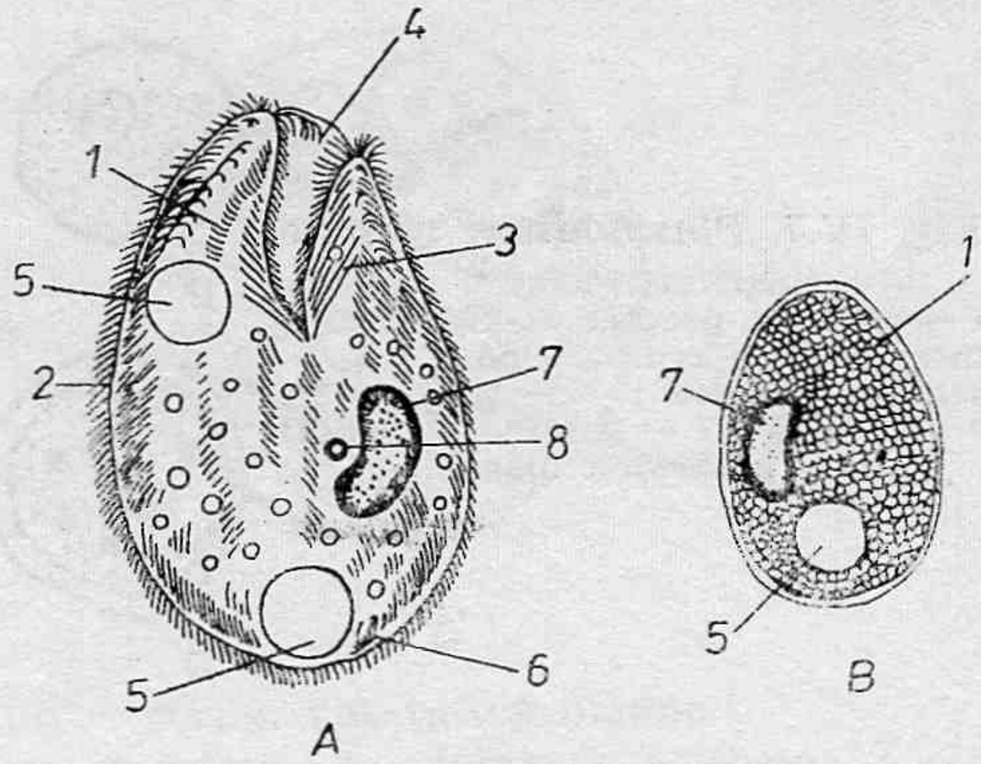


Fig. IV.9. *Balantidium coli* :
A — Forma vegetativă ; B — chist :
1 — citoplasma ; *2* — cili vibratili ; *3* — zona aborală ; *4* — peristom ; *5* — vacuole pulsatile ; *6* — citoproct ; *7* — macronucleu ; *8* — micronucleu.

(fig. IV.8). Toxoplasma are o acțiune locală și generală. Prin toxinele eliberate produce ascite, pleurite, pericardite și creșterea lichidului cefalorahidian, cu manifestări acute sau cronice. Poate fi congenitală și dacă se manifestă în primele luni de sarcină duce la moartea și avortarea fătului, sau postnatală cu localizări ganglionare, exantematice, encefalitice sau oftalmice. Parazitul are un ciclu biologic de coccidie intestinală tipică la pisică ; celelalte animale ca și omul bolnav devin rezervor de paraziți. Infestarea se face pe cale bucală. Boala este mai frecventă la oamenii cu profesiuni legate de contactul cu animalele. Profilaxia constă în depistarea și controlul serologic al femeilor cu avorturi repetate, în respectarea igienei stricte, consumarea laptelui fiert și a alimentelor de origine animală bine prelucrate termic.

Babesia bovis și *B. ovis* parazitează în sînge la vite și oi, producînd babezioza sau piroplasmoza manifestată prin hemoglobinurie. Agenții transmițători sînt diverse specii de căpușe.

Cl. **Ciliata** cuprinde mai puține forme parazite de importanță economică sau medicală. Semnalăm numai pe *Balantidium* cu specii parazite la animale și om.

Balantidium coli parazit în intestinul gros la om, dar și la porci, ajunge la 50—260 μ lungime. Corpul este oval cu peristomul triunghiular anterior și citoproctul posterior, cu macronucleul reniform și micronucleul sferic, cu vacuole digestive, contractile, granule de substanțe de rezervă și de dezasimilație. Chiștii sferici, gălbui au 50—60 μ (fig. IV.9). Se hrănește cu floră intestinală, hematii, leucocite și poate deveni agresiv formînd ulcerații și abcese intestinale, pînă la perforații și peritonite. Deoarece infestarea se face prin consumul preparatelor de porc, se impune profilactic controlul sanitar al intestinelor porcinelor sacrificate. Este un parazit larg răspîndit, agentul dizenteriei balantidiene sau balantidozei.

Unul din paraziții periculoși la om, cu poziție sistematică neclară între protozoare și protofite, este *Pneumocystis carini*, parazit în alveolele pulmonare la sugari în primele trei luni.

Corpul celular are 1,2 μ lungime și o formă ovală sau de corn. Prin diviziunea nucleului rezultă 8 nuclei dispuși în rozetă. Aceste formațiuni

sînt chiștii care pot fi liberi (izolați sau în grupuri mari), iar uneori în histiocite (fig. IV.10).

Pneumocitoza se manifestă prin tulburări respiratorii urmate, după 2—3 săptămîni, de tuse și o secreție care împiedică respirația, ducînd la cianoză și asfixie. Boala se ia pe cale aero-digestivă de la copiii bolnavi sau persoanele care vin în contact cu ei, din salivă. Profilaxia constă în hrănirea sugarilor în primele 4 luni cu lapte matern și păstrarea igienei sugarilor, și a persoanelor care îngrijesc nou-născuții.

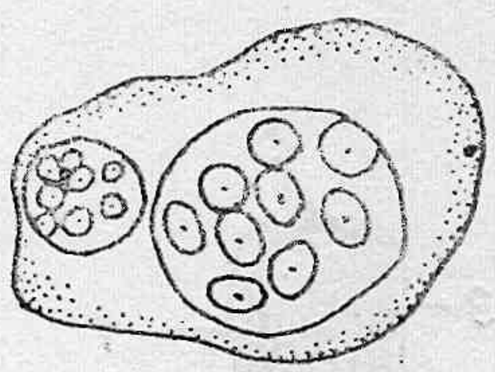


Fig. IV.10 *Pneumocystis carini*: spori.

HELMINTOLOGIE

Principalii viermi paraziți la om și animale fac parte din încrengăturile *Plathelminthes* și *Nemathelminthes*. Din încrengătura *Plathelminthes*, *Clasa Trematoda* fac parte monogenele, viermi ectoparaziți la pești dintre care mai importanți sînt *Gyrodactylus elegans* și *Dactylogyrus auriculatus* paraziți pe pielea și branhiile peștilor.

Mai dăunători sînt reprezentanții ordinului *Digenea*, care sînt endoparaziți, cu o dezvoltare heterogonică în două sau trei gazde, gazda definitivă fiind în general un animal vertebrat.

Fasciola hepatica parazitează la oi, capre, cornute mai rar alte animale și în mod excepțional la om în canaliculele biliare. Infestarea se face prin ingerarea odată cu apa a metacercarilor sau prin consumul de ficat crud de ovine (distomatoza bucală). Are aspectul unei semințe de bostan depigmentat, de 2—5 cm. Prezintă o ventuză bucală și una ventrală între care se deschid orificiile genitale. În mijlocul părții dorsale se deschide orificiul Laurer, iar posterior orificiul excretor. Ouăle se elimină cu fecalele gazdei măsurînd 130—150 μ. Dezvoltarea sa ulterioară este condiționată de ajungerea în mediul acvatic. Din oul embrionat eclozează o larvă ciliată, miracidiul care nu se hrănește, și dacă în 24 de ore își găsește gazda intermediară (melcul *Galba truncatula*) pătrunde în aceasta transformîndu-se într-un stadiu larvar parazit numit sporocist. Dacă nu-și întîlnește gazda miracidiul moare. În corpul melcului din masele germinative ale sporocistului rezultă 1—2 generații de redii. Ultima generație de redii dă naștere unor larve prevăzute cu coadă numite cercari, care părăsesc melcul, înoată activ și după cîteva zile se fixează pe iarbă, transformîndu-se în metacercari, forme închistate care pot rezista 5—6 luni. Gazdele definitive se infestează cu metacercari, înghițindu-i odată cu hrana, iar aceștia ajung adulți în 3—4 luni (fig. IV.11). Acțiunea parazitului asupra gazdei este mecanică, toxică, spoliatoare, și de introducere a microbilor. Efectele acestor acțiuni sînt fenomenele iritative, inflamatoare, hemoragiile, obturarea căilor biliare și alterarea parenchimului hepatic cu ciroze și anemii. Boala poartă numele de *fascioloză* sau *gălbează*.

Profilaxia necesită un complex de măsuri : depistarea și tratarea animalelor bolnave, sterilizarea biotermică a dejecțiilor, interzicerea adăpării animalelor în ape necontrolate și a pășunatului în zone mlăștinoase, combaterea gazdelor intermediare, evitarea de către oameni a consumării apei din bălți și a zarzavaturilor nespălate.

Dicrocoelium lanceatum — viermele mic de gălbează se localizează tot în canaliculele biliare la oi, capre, cornute, porci, cai, rozătoare și numai accidental la om, asociat de obicei cu *Fasciola hepatica*. Corpul alungit are

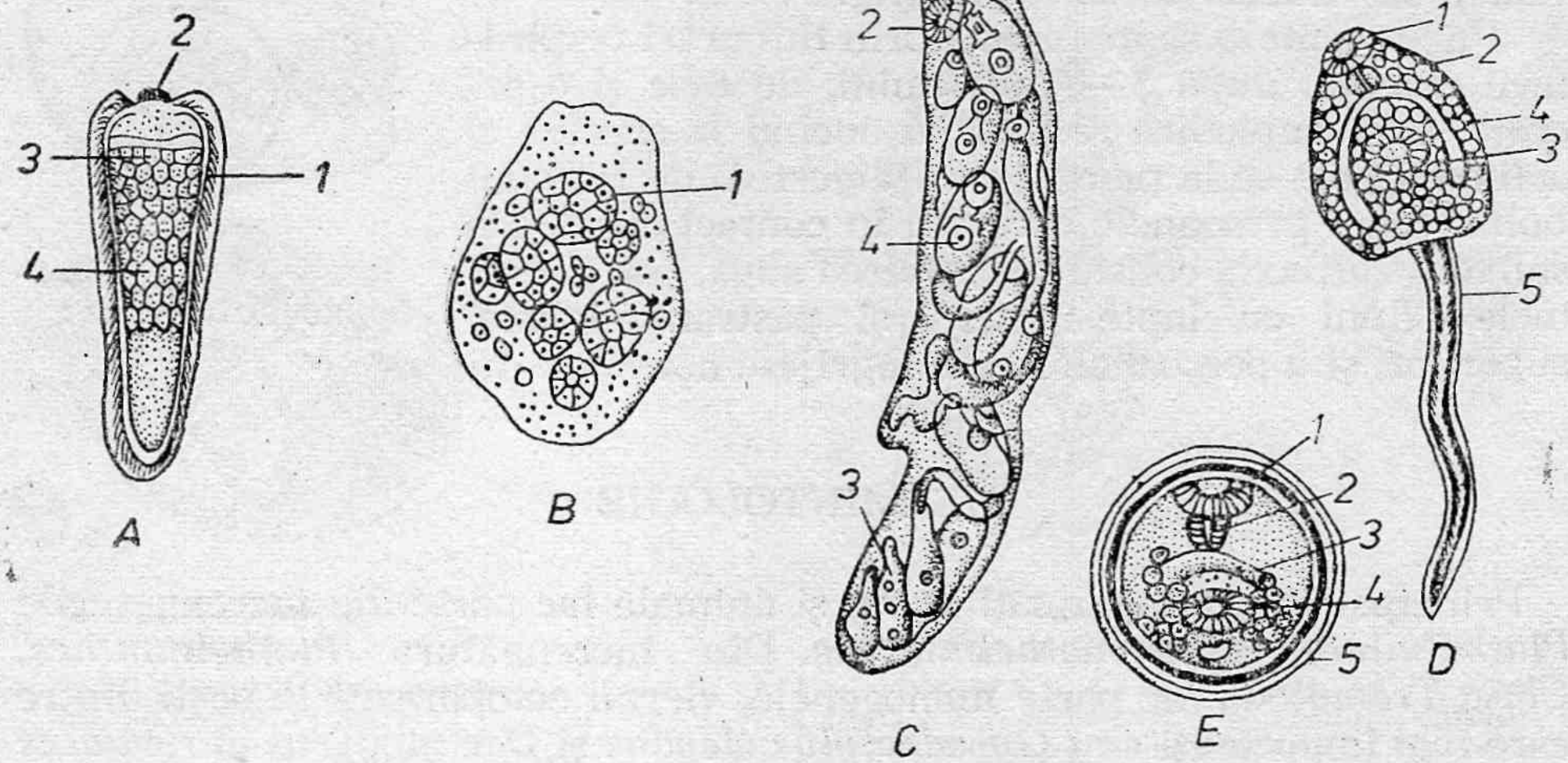


Fig. 11. *Fasciola hepatica*, formele larvare :

A. *miracidium* : *1* — cili ; *2* — rostru ; *3* — ochi ; *4* — celule germinative. B. *sporocist* : *1* — celule germinative. *C. redie* : *1* — ventuză bucală ; *2* — tub digestiv ; *3* — redii fiice; *4* — cercari. D. *cercar*. E. *metacercar* : *1* — ventuză bucală ; *2* — faringe ; *3* — intestin ; *4* — ventuza ventrală ; *5* — coadă ; *6* — membrana chistică.

5—15 mm. Ouăle brun închise de 40—45 μ sînt operculate, conținînd un embrion cu două celule genotaxe, sferice (fig. IV.12). Oul embrionat poate fi înghițit de gazda intermediară — unul din melcii terești — : *Helicella ericetorum, Zebrina detrita, Theba fruticicola, Th. cartusiana* în intestinul cărora eclozează miracidiul. Tot aici acesta se transformă în sporocist de gradul I, II din care vor rezulta cercarii. Aceștia sînt eliminați în mediul extern de unde pot fi luați de o a doua gazdă intermediară *Formica rufa* în care se dezvoltă metacercarul. Forma infestantă pentru gazda definitivă este metacercarul din furnică. Dicrocelioza are manifestări asemănătoare cu fascioloza dar mai puțin intense.

Opisthorchis felineus parazitează în canalele biliare frecvent la carnivore (pisică, cîine, vulpe), rar la porc și accidental la om. Are două gazde intermediare, un gasteropod și diferite specii de pești. Corpul alungit de 7—18 mm se aseamănă cu *Dicrocoelium lanceatum* cu deosebire că gonadele sînt posterioare și uterul anterior. Ouăle operculate sînt embrionate (fig. IV.13). Eliminate în exterior ele sînt ingerate de gasteropodul *Bithynia leachi* în intestinul căruia se vor dezvolta mai departe și în care eclozează miracidiul transformîndu-se în sporocist. Din acesta ies rediile care migrează în hepatopancreas, se transformă în cercari care ies în apă, de unde pot ajunge în a doua gazdă reprezentată prin diverse specii de *Cyprinidae* (crap, lin, roșioară, etc.). În tegumentul peștelui se transformă în metacercari și prin consumul de pește infestat, ajung la om. Profilaxia constă în evitarea poluării apelor cu dejecții infestate, a hrănirii cîinilor și pisicilor cu pește crud infestat ; consumul peștelui bine fript sau fiert.

Cl. Cestoidea cuprinde exclusiv endoparaziți heteroxeni, rar monoxeni, cu o pronunțată specificitate parazitară.

Taenia solium are corpul de 2—8 m lungime, puternic comprimat, depigmentat, format din : scolex prevăzut cu un rostru cu două coroane

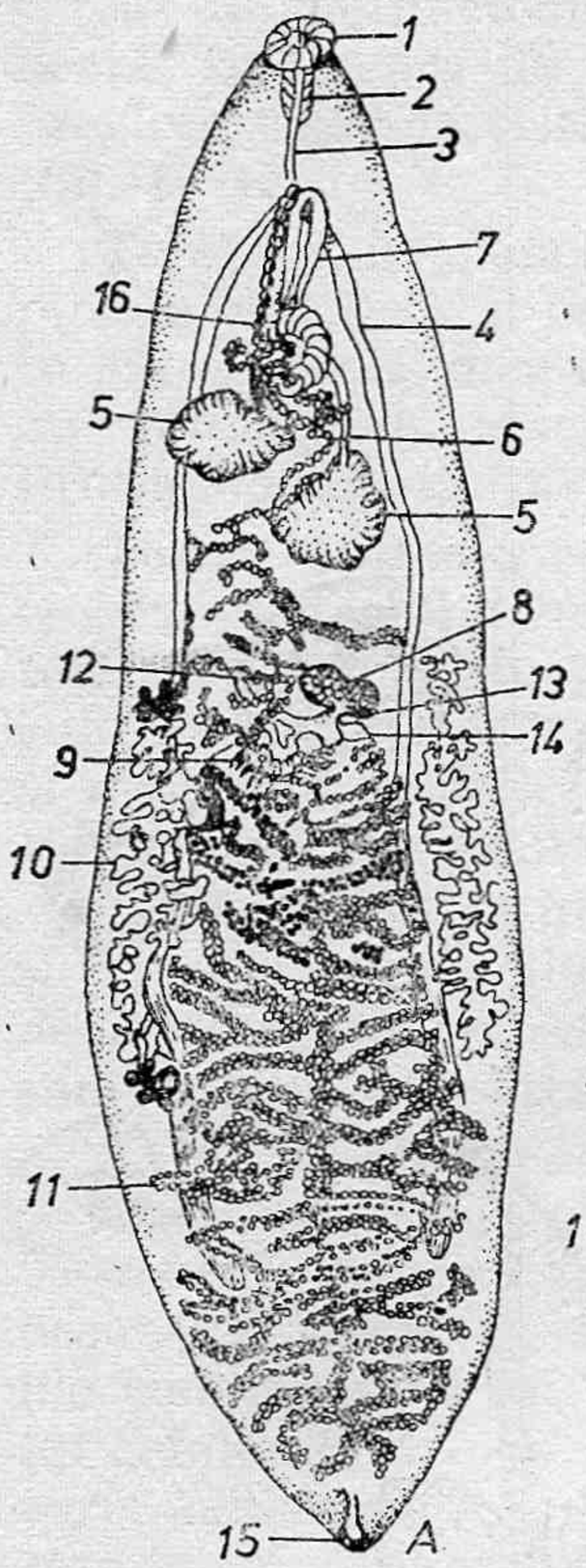


Fig. IV.12. *Dicrocoelium lanceatum* :

A: *1* — ventuza bucală; *2* — faringe; *3* — esofag ; *4* — intestin ; *5* — testicule ; *6* — canal deferent ; *7* — cirul cu punga cirului ; *8* — ovar ; *9* — glanda cochilieră ; *10* — glande vitelogene ; *11* — uter ; *12* — canal Laurer ; *13* — răspîntia genitală ; *14* — receptacul seminal ; *15* — orificiul excretor ; *16* — ventuza ventrală.

B — oul : *1* — învelișul extern brun ; *2* — operculul ; *3* — miracidiul în formare ; *4* — bule viteline ; *5* — celule genotaxe.

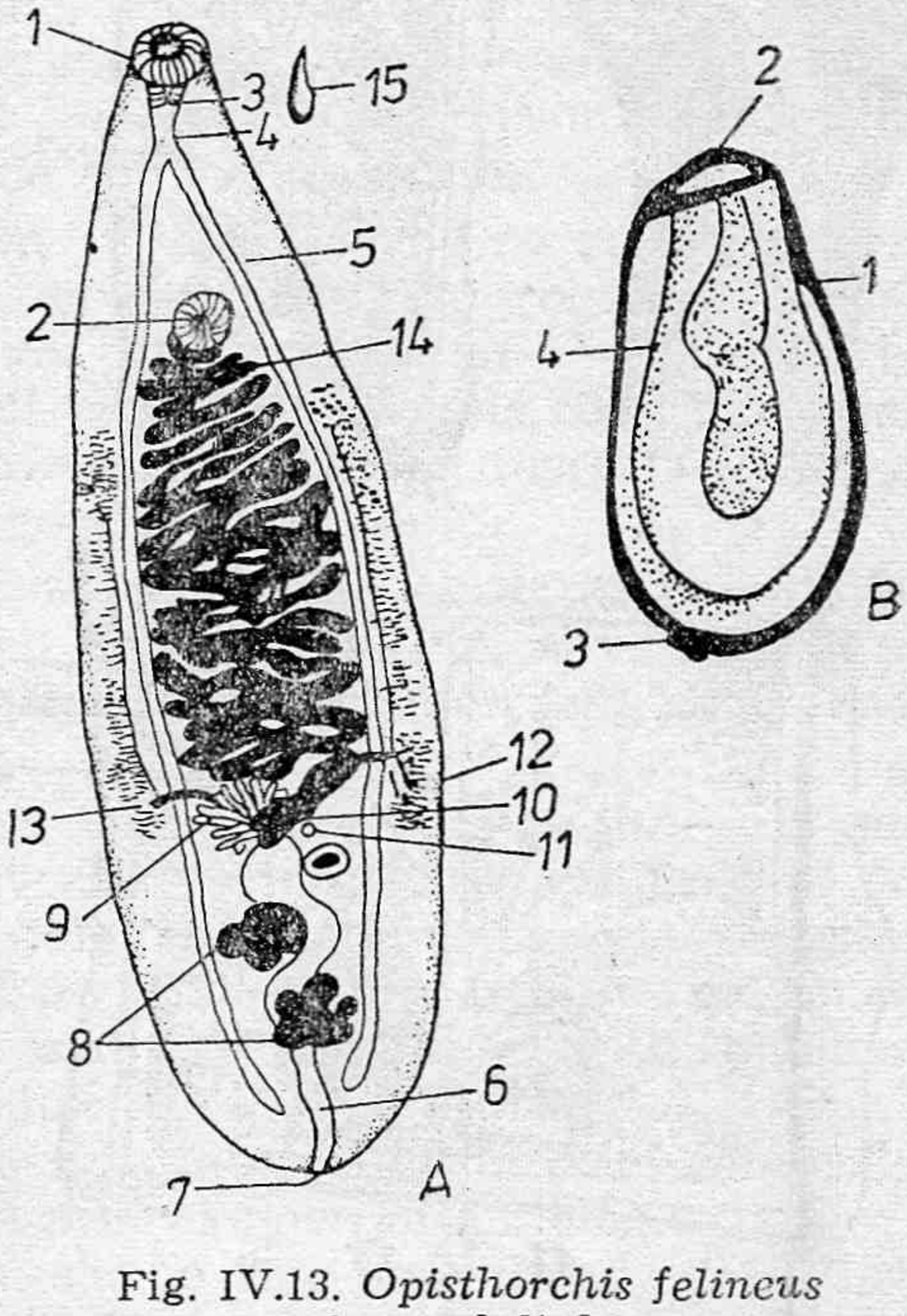


Fig. IV.13. *Opisthorchis felineus*

A — adultul :

1 — ventuza bucală ; *2* — ventuza ventrală ; *3* — faringe ; *4* — esofag ; *5* — intestin ; *6* — canal excretor ; *7* — orificiul excretor ; *8* — testicule ; *9* — ovar ; *10* — glanda cochiliferă ; *11* — canal Laurer ; *12* — glande vitelogene ; *13* — viteloduct ; *14* — uter.

B — oul :

1 — înveliș extern ; *2* — opercul ; *3* — pinten ; *4* — miracidium.

de cîrlige și 4 ventuze musculoase, gît scurt și strobil lung, din ce în ce mai lat, format din 900 proglote. Primele proglote sînt tinere, fără organe genitale dezvoltate, cele mijlocii sînt mature cu aparatul genital complet conformat, iar cele terminale, bătrîne, prezintă numai uterul ramificat, plin cu ouă. Ca la toate cestodele lipsește sistemul digestiv, nutriția făcîndu-se prin osmoză ; sistemul excretor este protonefridian, sistemul nervos este sub formă de cordoane nervoase, iar organele genitale multiplicate (fig. IV.14).

Adulții trăiesc izolați, fixați de mucoasa intestinală. După fecundare, ouăle se adună în uter care dă 7—13 diverticule. Ultimele proglote pline cu ouă embrionate sînt eliminate în exterior de unde pot fi înghițite de gazda intermediară, porcul. Larva hexacantă de 20 μ ajunge în mușchi cu circuitul sanguin, transformîndu-se într-un cisticerc numit *Cysticercus cellulosae*. Prin consumul de carne nefiartă sau nefriptă bine, cisti-

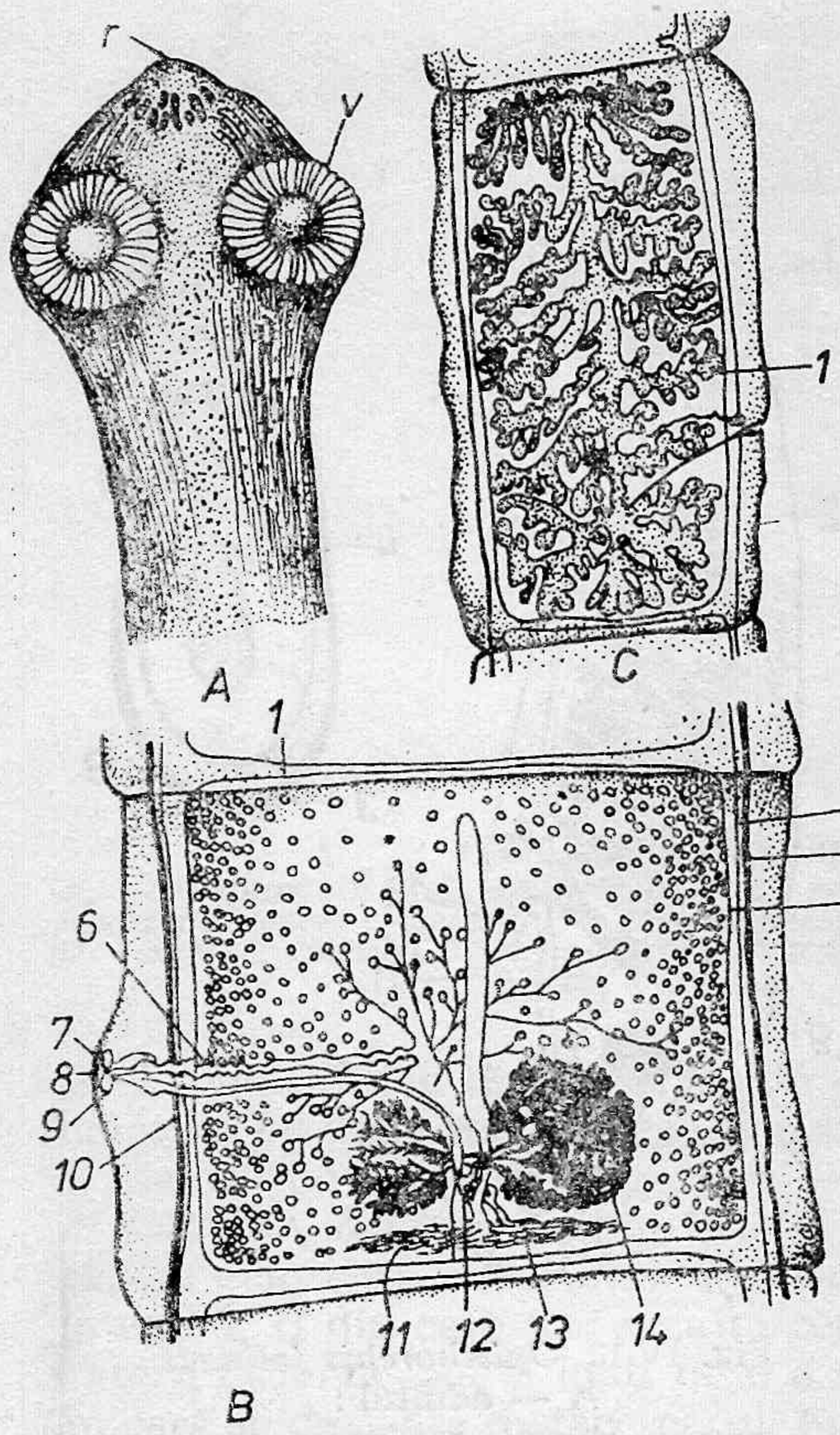


Fig. IV.14. *Taenia solium* :
[A — scolexul cu gîtul (*r* — rostru ; *v* — ventuză) ; B — proglot matur] :
1 — canal excretor transversal ; *2* — canal excretor lateral ; *3* — testicul ; *4* — uter ; *5* — cordon nervos ; *6* — canal deferent ; *7* — orificiu genital mascul ; *8* — papila genitală ; *9* — orificiu genital femel ; *10* — vagin ; *11* — glandă vitelogenă ; *12* — receptacul seminal ; *13* — glandă cochilieră ; *14* — oviduct ;
C — proglot bătrîn :
1 — uterul plin cu ouă.

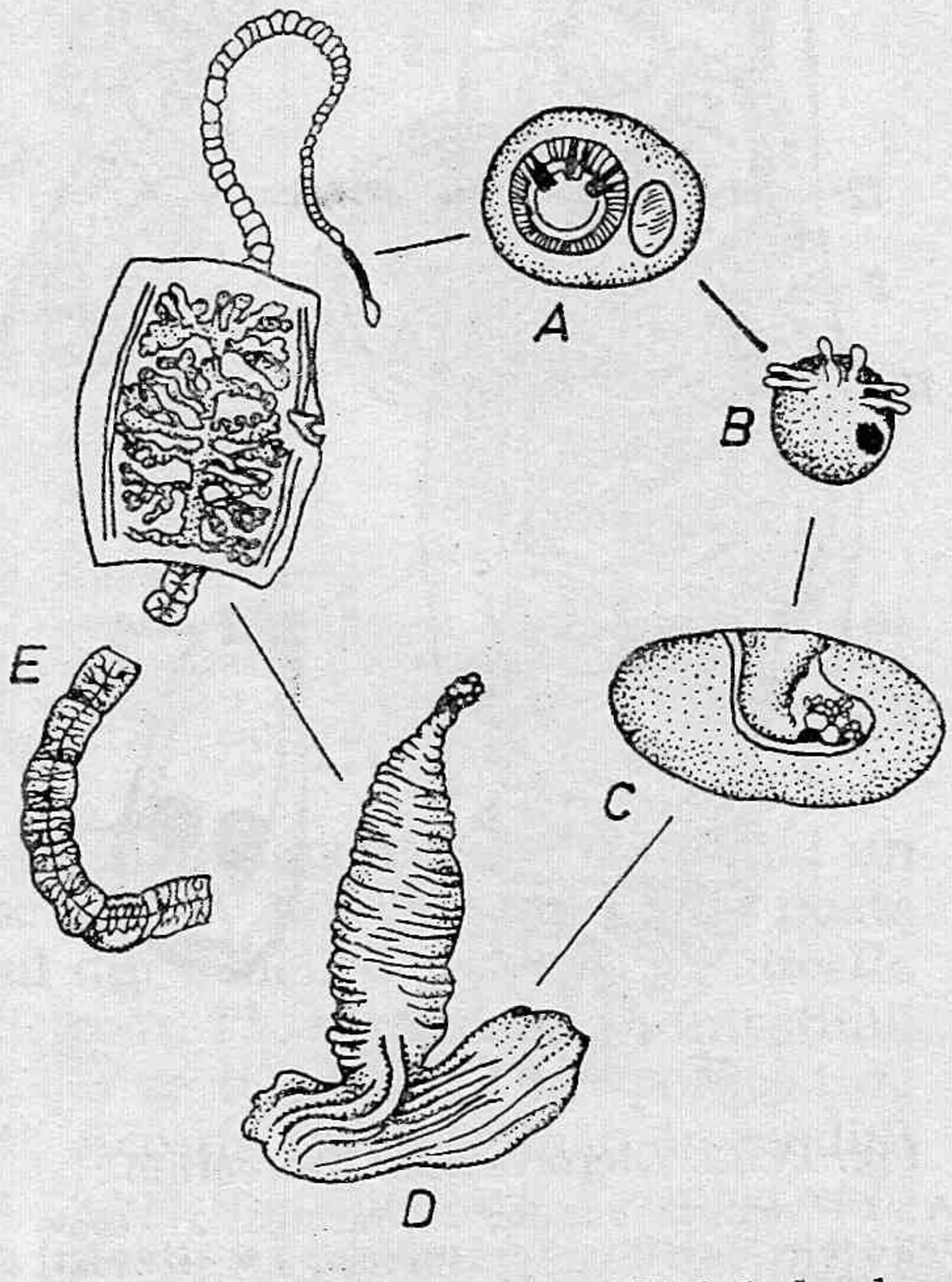


Fig. IV.15. *Taenia solium* : Ciclul de dezvoltare :
A — ou larvat ; B — larva hexacantă ; C — cisticerc ; D — tenie tînără ; E — adult.

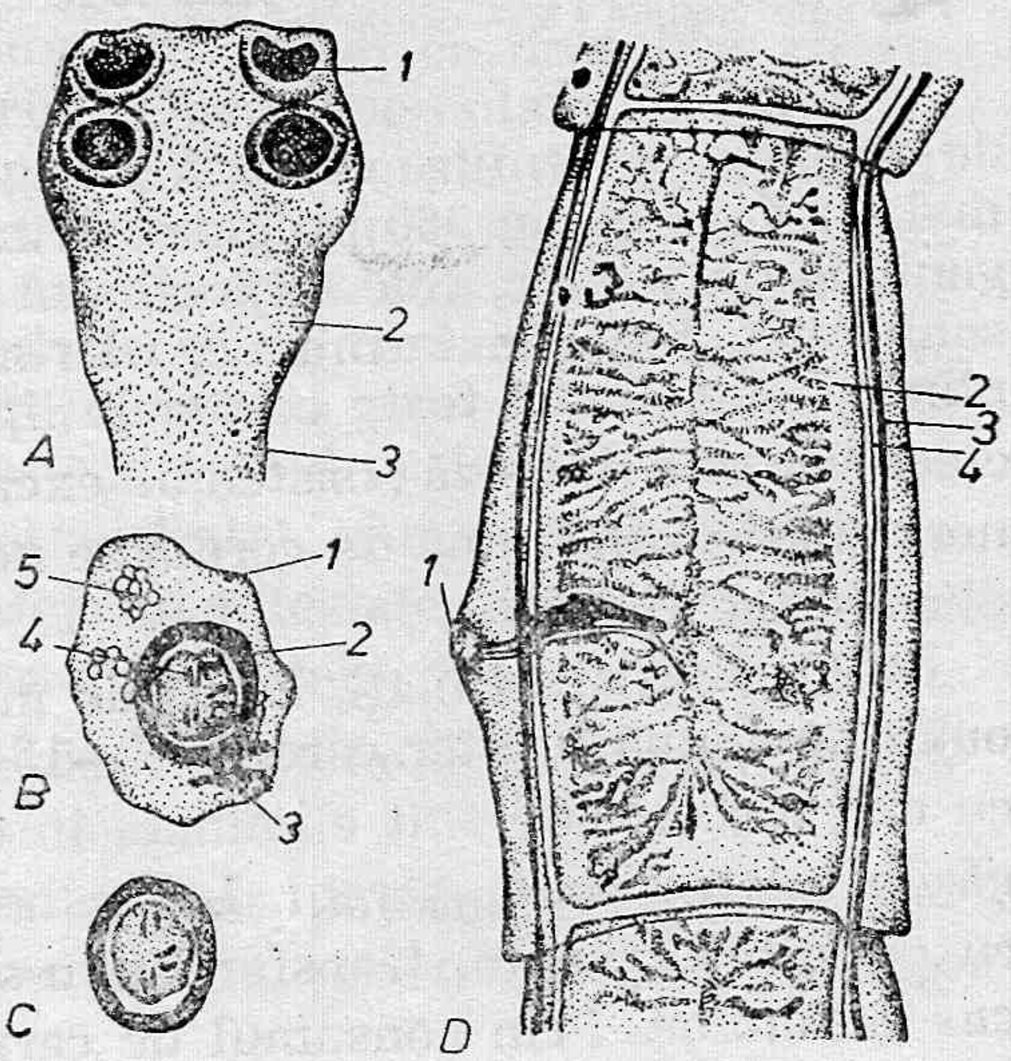


Fig. IV.16. *Taenia saginata* :
A — Scolexul cu gîtul. B — oul ;
1 — înveliș albuminoid ; *2* — embriofor ; *3* — pătura radiară ; *4* — hexacant ; *5* — resturi viteline.
C — embrioforul ; D — proglot bătrîn :
1 — papilă genitală ; *2* — uter ; *3* — cordon nervos ; *4* — canal excretor.

cercul ajunge în stomacul și apoi în intestinul omului, scolexul se devaginează, se fixează de mucoasa intestinală și pe măsura creșterii noilor proglote vezicula cistică se reduce și parazitul ajunge în 2—3 luni adult (fig. IV.15).

Teniile sau „panglicile" produc iritații și procese inflamatorii locale pînă la obstrucții și perforații intestinale, sau apendicite în cazurile grave. În afară de acțiunea de spoliere a nutrimentelor, toxinele eliminate produc tulburări nervoase. Omul infestat constituie un rezervor de infecție. Profilaxia constă în consumul de carne controlată sanitar.

Taenia saginata este tot un parazit intestinal dar cu scolexul fără croșete și strobilul lung pînă la 12 m format din 1 200 proglote. Proglotele bătrîne mai alungite ca la *T. solium* conțin uterul cu 17—30 diverticuli. Este un parazit mai frecvent decît precedentul, ouăle fiind mai mici și mai puțin vizibile (fig. IV.16). Frecvența sa este mai mare la femei și la copii, iar patogenitatea mai mare la copii decît la adulți.

Profilaxia ca și în cazul altor tenioze constă în depistarea bolnavilor și tratarea lor, inactivarea dejecțiilor cu apă clocotită, folosirea corectă și dezinfectarea latrinelor. Se mai recomandă consumul de carne controlată sanitar și suficient tratată termic.

În afara infestărilor intestinale provocate de prezența adulților, la om se întîlnesc cazuri de cisticercoză, provocate de localizarea cisticercilor de *T. solium*, mai rar de *T. saginata* în fibrele musculare, ochi, creier sau alte organe. Cisticercul exercită în organul parazitat acțiuni iritative mecanice (de compresiune) sau de stagnare (în cazul creierului) a curgerii lichidului cefalorahidian. Depistarea cisticercilor (1 mm/diam.) în cazul cisticercozei subcutanate se face prin biopsia nodulilor, în cazul celei cerebrale prin examen radiologic, în cea oculară prin examen oftalmologic. La gravidele infestate, hexacantul poate ajunge pe cale sanguină la făt, dînd cisticercoza congenitală. Ouăle se pot răspîndi prin praf sau muște. Profilaxia folosește mijloacele obișnuite pentru viermii intestinali evitîndu-se vermicidele vomitive, care duc la autoinfecții.

Echinococcus granulosus (Taenia echinococcus) trăiește ca adult în intestinul unor carnivore, iar ca larvă în viscere la bovine, ovine, porcine, cal sau om, dînd chistul hidatic, echinococoza sau hidatoza. Adultul de 3—6 mm prezintă scolexul cu rostru și coroană de cîrlige și strobilul numai din 3 proglote. Chistul este o veziculă ce poate ajunge pînă la mărimea unui cap de copil. Acesta este format dintr-o membrană adventice produsă de gazdă, o cuticulă stratificată permeabilă și o membrană proligeră care va da veziculele proligere cu muguri interni prevăzuți cu scolexuri. Unele vezicule fiice dau la rîndul lor alte vezicule endogene. Acestea cad în lichidul hidatic formînd nisipul proliger cu o densitate de 400 000/cm^3 lichid (fig. IV.17). Ruperea chistului în corp dă echinococoze secundare, pleurale, peritoneale sau în diferite organe, determinînd șocul anafilactic grav ce duce la moarte. Prezența lichidului exercită compresiuni, distrugeri de țesuturi, tulburări ca și intoxicații datorate toxinelor. Chistul se poate localiza în plămîni sau ficat și se depistează radiologic ; prin (I.D.R.) Cassoni* sau alte probe de laborator (scintigrafie, etc.). Infestarea omului se face prin ingerarea de ouă prin contactul direct cu cîinii infestați sau prin consumul de alimente infestate. Cîinii se infestează prin consumul organelor animalelor parazitate. Profilaxia constă în

---

* Se testează starea de alergie cutanată prin intradermoreacție (I.D.R.) Cassoni.

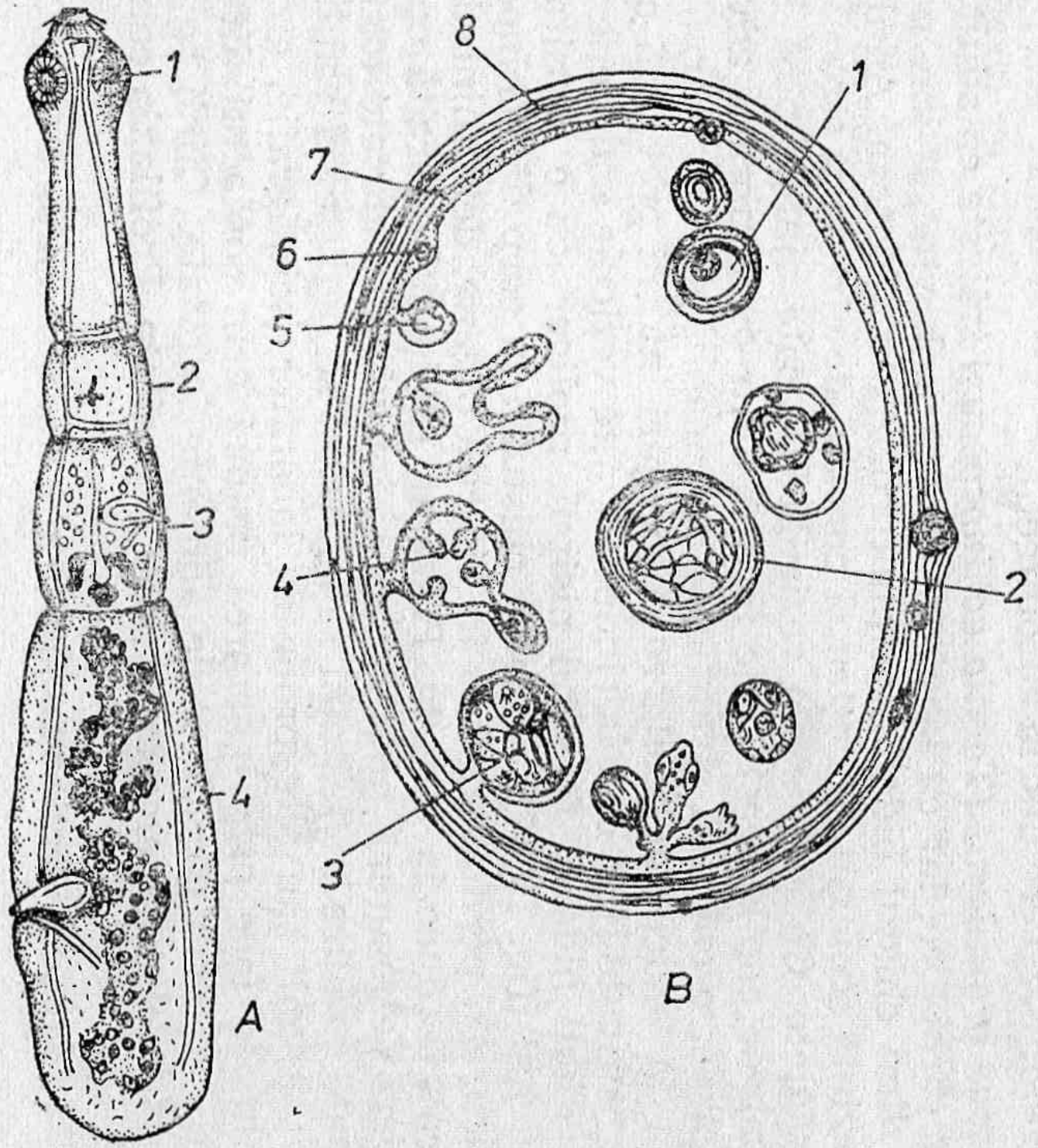


Fig. IV.17. *Echinococcus granulosus (Taenia echinococcus : A* — adult :

1 — scolex ; *2* — proglot tînăr ; *3* — proglot adult ; *4* — proglot bătrîn ;

B — chist hidatic :

1 — vezicule fiice ; *2, 3* — scolexuri invaginate ; *4, 5, 6* — stadii de formare a veziculelor proligere ; *7* — membrana proligeră ; *8* — cuticula stratificată.

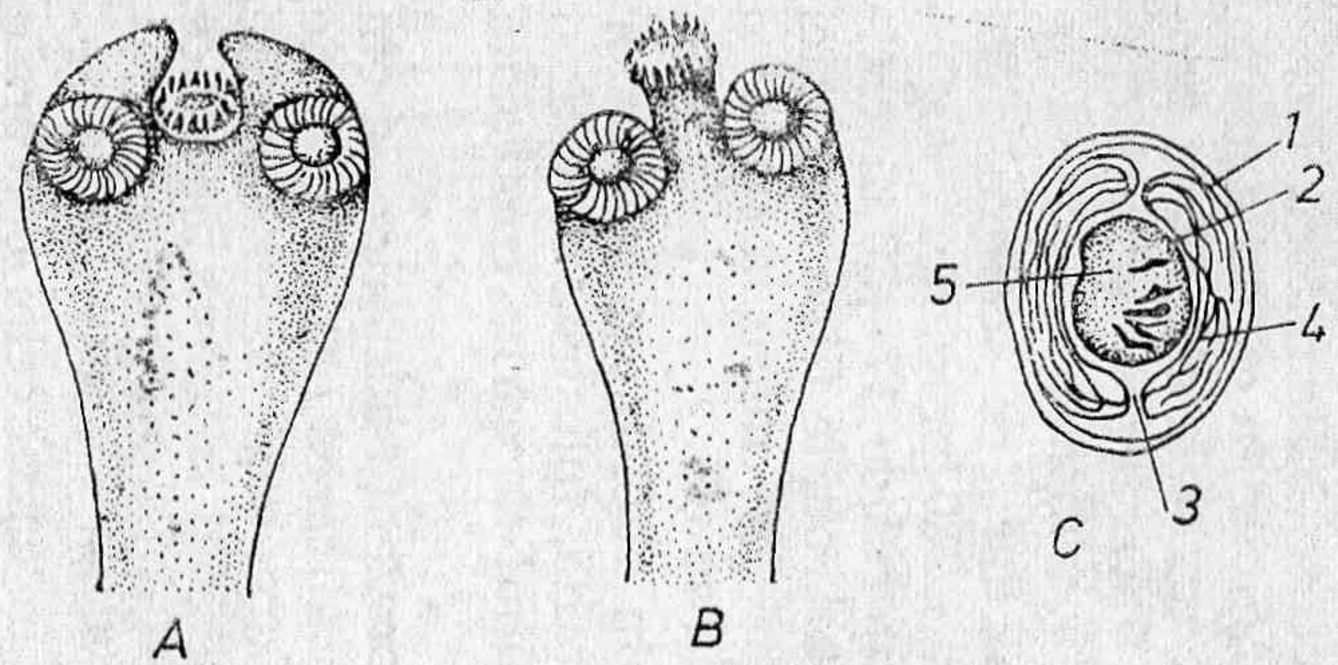


Fig. IV.18. *Hymenolepis nana :*

A — scolex invaginat ; B — scolex devaginat ; C — oul :

1 — înveliș extern transparent ; *2* — înveliș extern ; *3* — mamelon polar ; *4* — filamente ; *5* — hexacant.

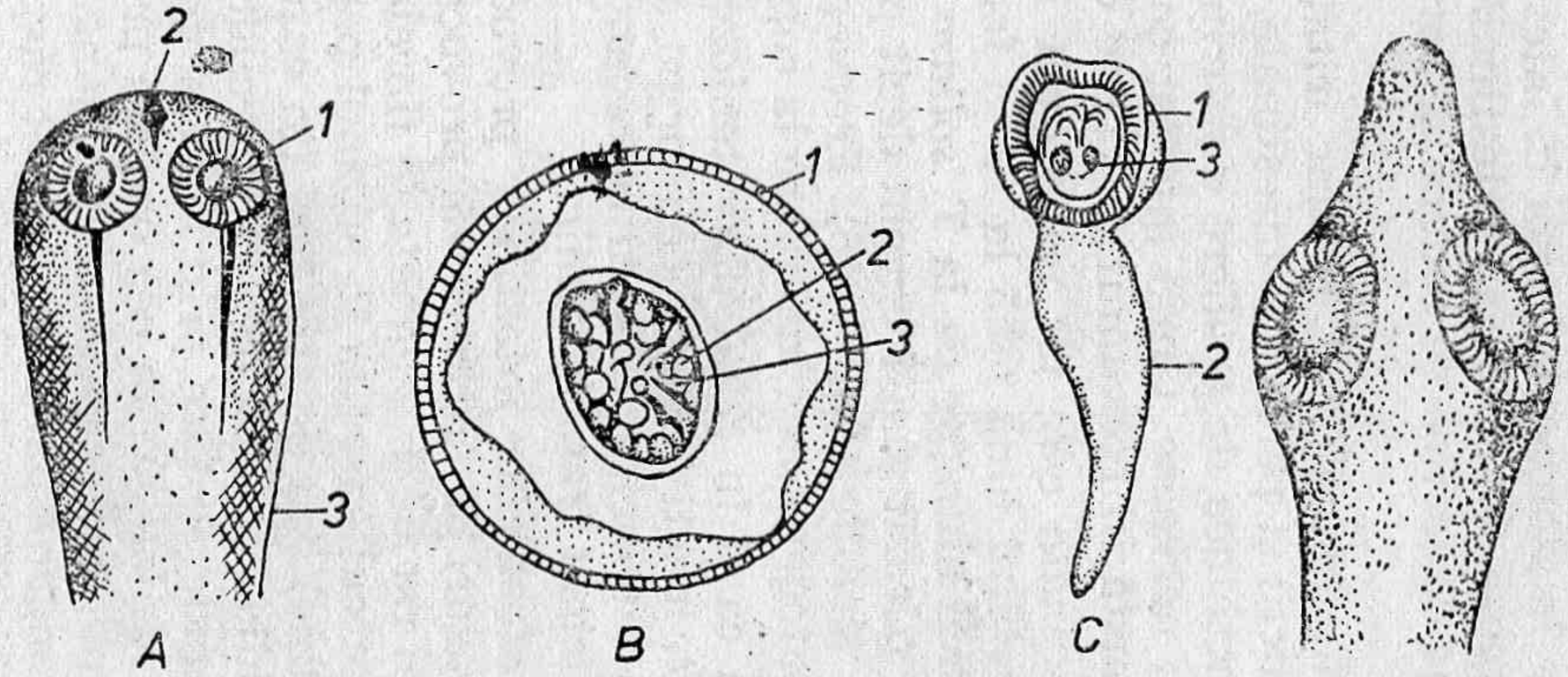


Fig. IV.19. *Hymenolepis diminuta :*

A — scolex :

1 — ventuze ; *2* — rostru rudimentar ; *3* — gît ;

B — oul :

1 — înveliș extern ; *2* — înveliș intern ; *3* — hexacantul ;

C — cisticercoidul :

1 — vezicule ; *2* — coada ; *3* — scolexul.

Fig. IV.20. *Dipylidium caninum* — scolexul.

tratarea gazdelor infestate, inactivarea dejecțiilor, controlul sanitar al animalelor sacrificate ca și prin stîrpirea cîinilor vagabonzi.

Hymenolepis nana este un parazit intestinal la om, monoxen sau cu gazde intermediare (purecii șobolanilor), care se infestează cu larve. Adultul de 5—45 mm are scolexul cu un rostru invaginabil și o coroană de 20—30 croșete iar strobilul cu 200 de proglote late și înguste. Ouăle ovale, de 40—50 μ, conțin hexacantul (fig. IV.18). În intestinul gazdei, din ou iese hexacantul care se fixează în vilozitățile intestinale. După 2—4 zile acesta se transformă într-un cisticercoid, revine în lumen, se fixează de mucoasa intestinală și se maturează în 12—14 zile. Sînt frecvente autoinfestările endogene, care prelungesc boala. Parazitul provoacă tulburări digestive locale, congestii pînă la ulcerații intestinale, avînd și o acțiune toxică în special la copii, la care provoacă tulburări vizuale, acustice, pînă la crize epileptiforme și meningeale. Infestarea se face prin contactul direct datorat mîinilor nespălate, prin ingerarea de ouă odată cu alimentele sau prin ingerarea accidentală a insectelor gazdă. Profilaxia constă în spitalizarea și tratarea bolnavilor, combaterea rozătoarelor și respectarea igienei stricte, în special în unitățile de copii.

Hymenolepis diminuta este mai mare, avînd 20—60 cm și 800—1 000 proglote. Se găsește de obicei solitară, în special la copii. Infestarea se face prin ingerarea accidentală a insectelor vectoare *Tenebrio molitor* (gîndacul de făină) și *Asopia farinalis* (fluturele de făină), sau prin puricii șobolanilor, în corpul cărora se găsesc cisticercoizii, de asemenea prin consumul de pîine insuficient coaptă (fig. IV.19) făcută din făină în care se găsesc insectele — gazde intermediare.

Dipylidium caninum parazitează la cîini, pisici și la om, în special la copii. Corpul de 30—50 cm are scolexul cu rostrul măciucat și prevăzut cu spini ; proglotele sînt lungi iar aparatul genital este dublu (fig. IV.20). Exercită asupra gazdei acțiuni spoliatoare, toxice și mecanoiritative. Se pot întîlni în număr mare la o gazdă. Ouăle sînt luate de insectele vectoare care sînt puricii și păduchii cîinelui. Acolo se transformă în cisticercoizi, iar la om aceștia trec accidental prin ingestia insectelor vectoare. Este un parazit mai rar la om.

Diphyllobotrium latum este un parazit intestinal la om dar și la numeroase carnivore. Are scolexul cu două botrii și strobilul de 12—15 m cu 3 000—4 000 proglote late și scurte. În proglotele bătrîne uterul central ia forma de rozetă. Oul de 70 μ, operculat și embrionat, este eliminat în exterior cu fecalele. Dacă ajunge în apă din el iese o larvă ciliată numită coracidium care înoată liber. Dacă larva este înghițită de un crustaceu din genul *Cyclops*, ea eliberează în intestinul acestuia hexacantul, care se transformă ulterior într-o larvă procercoidă, vermiformă, cu un apendice posterior cu cîrlige. În cazul cînd ciclopul este înghițit de un pește răpitor (știucă, biban, mihalț) larva procercoidă pierde apendicele posterior și se transformă într-o larvă plerocercoidă, închistată în musculatura peștelui. Infestarea se face prin consumul de pește sau icre infestate. Plerocercoidul ajuns în intestin se fixează și devine adult (fig. IV.21).

Boala difilobotrioza sau botriocefaloza, se manifestă prin tulburări digestive (vome, balonări, scaune modificate), nervoase cu cefalee, amețeli pînă la psihastenie iar prin acțiunea sa toxică asupra sîngelui și organelor hematopoetice dă tahicardie, anemie pernicioasă și scăderea ge-

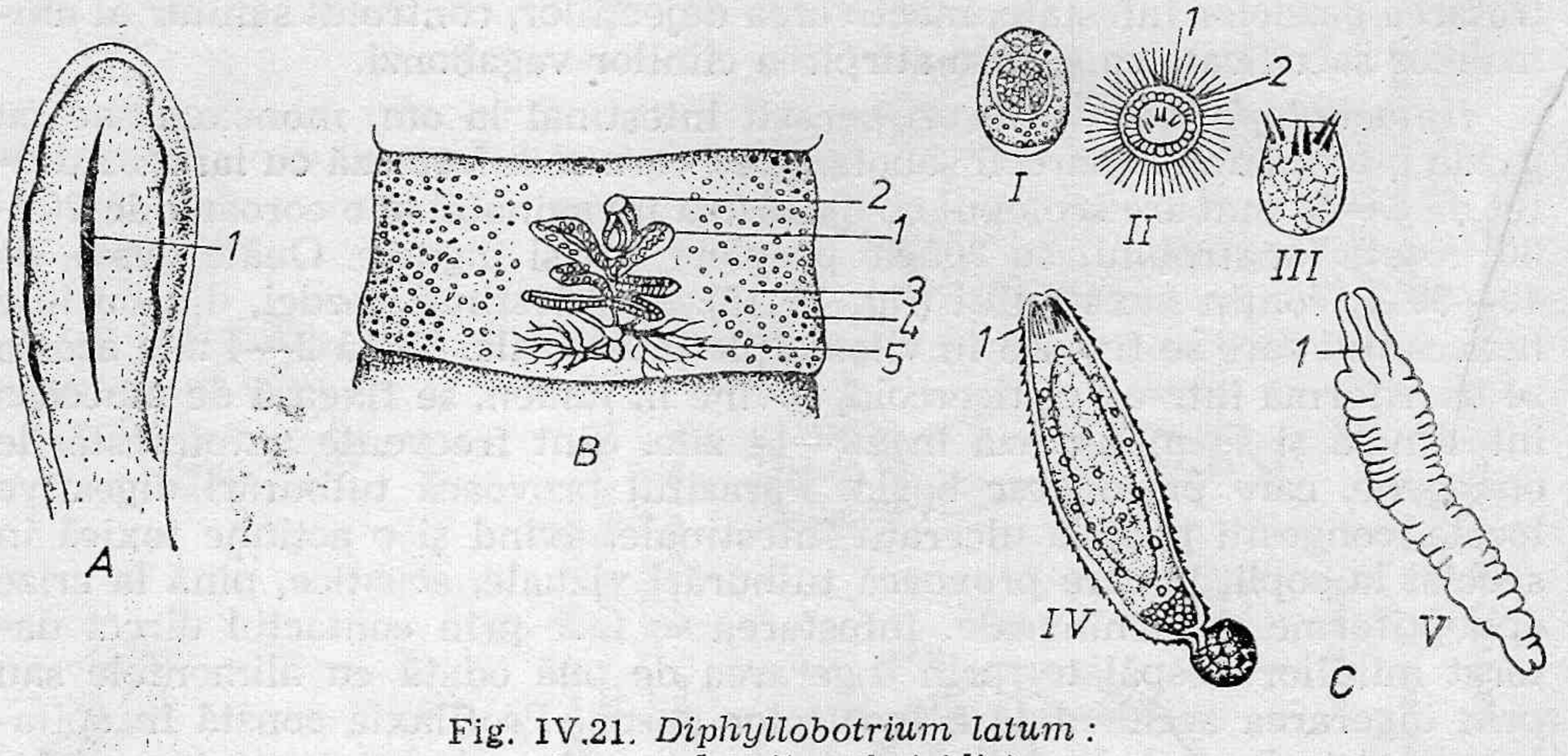


Fig. IV.21. *Diphyllobotrium latum* :
A — *scolex* (1 — botridie).
B — *proglot adult* :
1 — uter ; *2* — papilă genitală ; *3* — foliculi testiculari ; *4* — foliculi vitelogeni ; *5* — ovare.
C — *ciclul de dezvoltare* :
I — ou larvat; II — coracidium: *1* — înveliș intern; *2* — înveliș extern ; III — hexacant ; IV — procercoid : *1* — glandă cefalică ; V — plerocercoid : *1* — botrii.

nerală a capacității de efort. Se poate întîlni și la animale ca : pisici, cîini, porci și animale sălbatice. La noi în țară este mai frecventă în Delta Dunării.

Profilaxia recomandă depistarea și tratarea celor parazitați mai ales în zonele endemice, controlul lucrătorilor din industria peștelui și a surselor de apă în care trăiesc gazdele intermediare.

Din încrengătura *Nemathelminthes* și anume din *Cl. Nematoda* fac parte o serie de paraziți importanți prin frecvența cît și prin gradul lor de patogenitate.

Ascaris lumbricoides (limbricul) este un parazit intestinal la om, în special la copii, unde se poate acumula pînă la 200—300 într-o gazdă. Prezintă dimorfism sexual. Femela are 25—50 cm, iar masculul 15—17 cm, rar pînă la 35 cm. Corpul este cilindric, depigmentat, cu un orificiu bucal anterior, prevăzut cu trei buze de fixare și cu extremitatea posterioară dreaptă la femelă și îndoită în cîrjă la mascul (fig. IV.22).

Femela depune zilnic 250 000 de ouă învelite de o membrană dublă : internă — chitinoidă și externă — albuminoidă, mamelonată. Eliminate în exterior, odată cu fecalele gazdei, ouăle ajung pe sol unde-și continuă dezvoltarea. Omul înghite ouăle mature odată cu alimentele, apa sau praful și în stomac larvele eclozează, trec în intestin, străbat peretele acestuia și cu circuitul sanguin intră în ficat. După 3—4 zile ajung în inimă (partea dreaptă), apoi prin artera pulmonară în plămîni unde stau șase zile. De aici prin căile respiratorii ajung în faringe, de unde prin reînghițire ajung din nou în intestin, unde se transformă în adulți în două sau trei luni. Larvele care ajung în alte organe cu circuitul sanguin, pot fi eliminate pe alte căi, sau se închistează acolo.

În cursul ciclului parenteral exercită, la nivelul ficatului și plămînului, o acțiune mecanică, toxică și alergică însoțită de urticarie, rupere de capilare ; la nivelul plămînilor dă pneumonia verminoasă cu manifestări de tuse și oboseală. În faza intestinală are următoarele efecte : spoliatoare directă prin consumul de nutrimente sau indirectă prin neu-

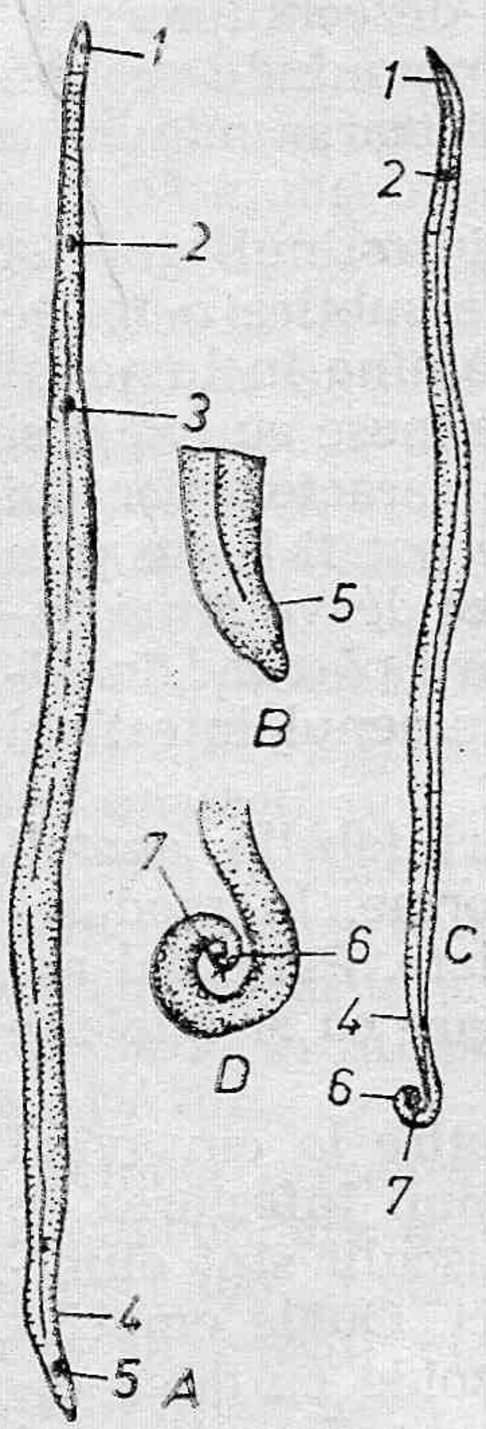


Fig. IV.22. *Ascaris lumbricoides* :
A — femela ; B — capătul posterior mărit ; C — masculul ; D — capătul posterior mărit :
1 — capătul anterior; *2* — orificiul excretor ; *3* — orificiul genital femel; *4* — capătul posterior; *5* — orificiul anal; *6* — orificiul cloacal ; *7* — spiculi ;
E — ou fecundat :
1 — înveliș extern albuminoid ; *2* — înveliș intern chitinos ; *3* — celula ou ;
F — ou larvat.

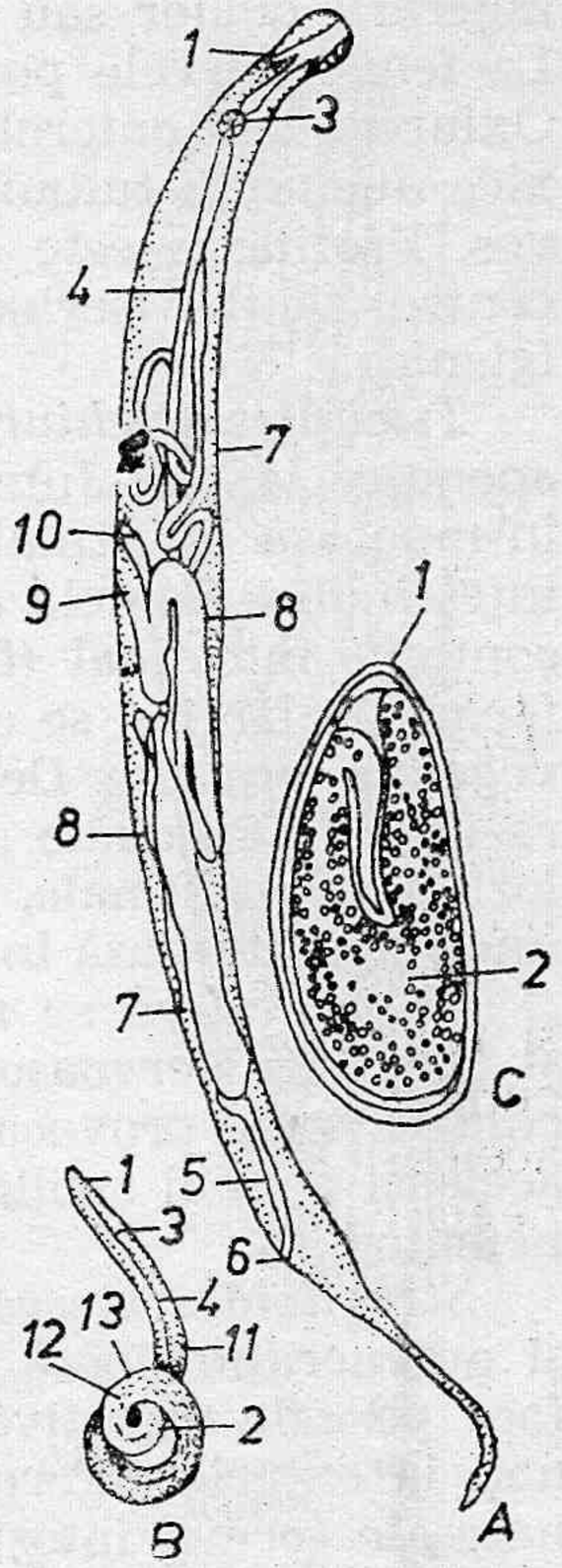


Fig. IV.23. *Enterobius vermicularis* (sin. Oxyurus vermicularis) :
A — femela ; B — masculul :
1 — buton cefalic ; *2* — coada ; *3* — esofag ; *4* — intestin ; *5* — rect ; *6* — anus ; *7* — ovar ; *8* — uter; *9* — vagin ; *10* — orificiu genital femel ; *11* — testicul ; *12* — orificiu cloacal ; *13* — spicul ;
C — oul :
1 — înveliș transparent ; *2* — embrion giriniform.

tralizarea enzimelor digestive ; mecanică iritativă sau ocluzivă ; toxică asupra sîngelui și centrilor nervoși ; traumatică, provocînd mici leziuni, sau chiar perforații, ducînd la peritonite.

Enterobius vermicularis (oxiurul) este parazit în intestinul gros și în regiunea anală, în special la copii. Femela are 9—12 mm, iar masculul 2—5 mm, avînd capătul posterior curbat. Ouăle sînt reținute în uter, în care are loc embriogeneza, rezultînd larve giriniforme (fig. IV.23). Femela coboară, după fecundare, spre orificiul anal depunînd ouăle infestante în pliurile perianale din care ies larvele. Prezența lor în regiunea anală provoacă un prurit, care determină gratajul* local, astfel că ouăle luate pe degete pot fi reînghițite favorizînd autoinfestarea masivă. Uneori poate avea loc retroinfecția prin reintrarea larvelor în tubul digestiv. În cazul

* De la fr. *grattage* — zgîriere (cu unghiile proprii), scărpinătură.

ingerării ouălor sau a larvelor acestea se maturează în 2—4 săptămîni. La femei, larvele pot ajunge în căile genitale producînd vulvo-vaginite. Oxiuroza sau enterobioza are efecte spoliatoare, mecanice iritative și toxice ducînd la tulburări digestive și iritabilitate pînă la dezechilibru nervos. Profilaxia este aceeași ca și la alte helmintoze, impunîndu-se un control sanitar periodic în colectivitățile de copii și păstrarea măsurilor igienice.

Trichuris trichiura (trichocefalul) este parazit în intestinul gros și apendice la om. Jumătatea anterioară a corpului foarte subțire o înfige în mucoasa intestinală, iar capătul posterior îngroșat rămîne în lumenul intestinului. Femela are 4 cm, iar masculul 3 cm. Se hrănesc cu sînge și conținut intestinal (fig. IV.24). După fecundare, ouăle caracteristice (în formă de lămîie) se elimină cu fecalele gazdei, de unde pot fi luate prin vegetale, praf etc. De obicei dă o imunitate care limitează dezvoltarea parazitului. Din ouăle embrionate ies în intestin larve, care pătrund în vilozitățile intestinale, cresc și după 3—4 zile revin în lumenul intestinal unde se maturează în 28 de zile.

Trihocefaloza se manifestă prin microabcese cu stări febrile, anemii și tulburări nervoase însoțite uneori de crize epileptiforme. În mod secundar poate provoca apendicite sau alte afecțiuni asociate. Parazitul are aceleași acțiuni spoliatoare, iritative, toxice și inoculatoare ca și celelalte nematode.

Strogiloides stercoralis este parazit în intestinul subțire la om avînd și o generație liberă pe sol. Corpul măsoară 1,5—2,5 mm. Infestarea se face pe cale digestivă sau cutanată. După acuplare, masculii sînt eliminați la exterior. Formele libere au dimensiuni mai mici. Ouăle embrionate ale formei intestinale pun în libertate larve rabditoide cu două dilatații esofagiene sferice. Odată eclozate aceste larve se pot dezvolta mai departe direct sau indirect. În dezvoltarea directă ele se transformă în sol în larve strongiloide, infestante. În dezvoltarea indirectă larvele rab-

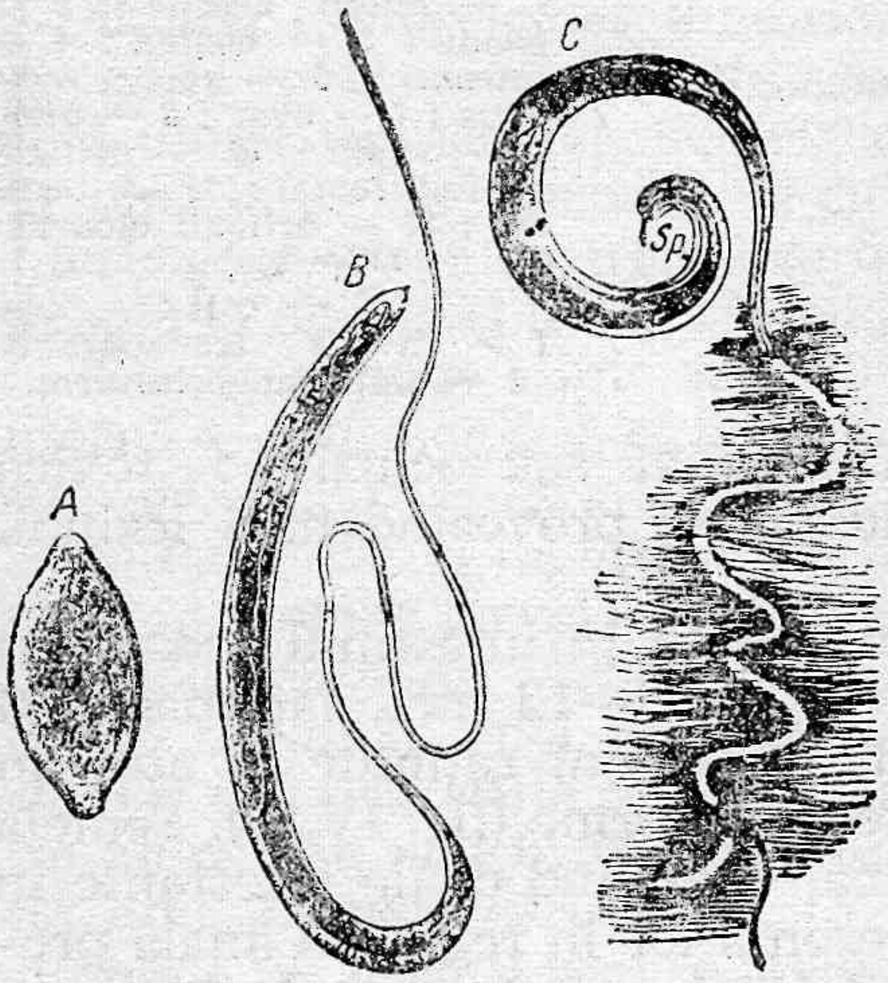


Fig. IV.24. *Trichuris trichiura (trichofalul) :*
A — ou ; B — femela ; C — mascul fixat în mucoasă ; *Sp* — spicul.

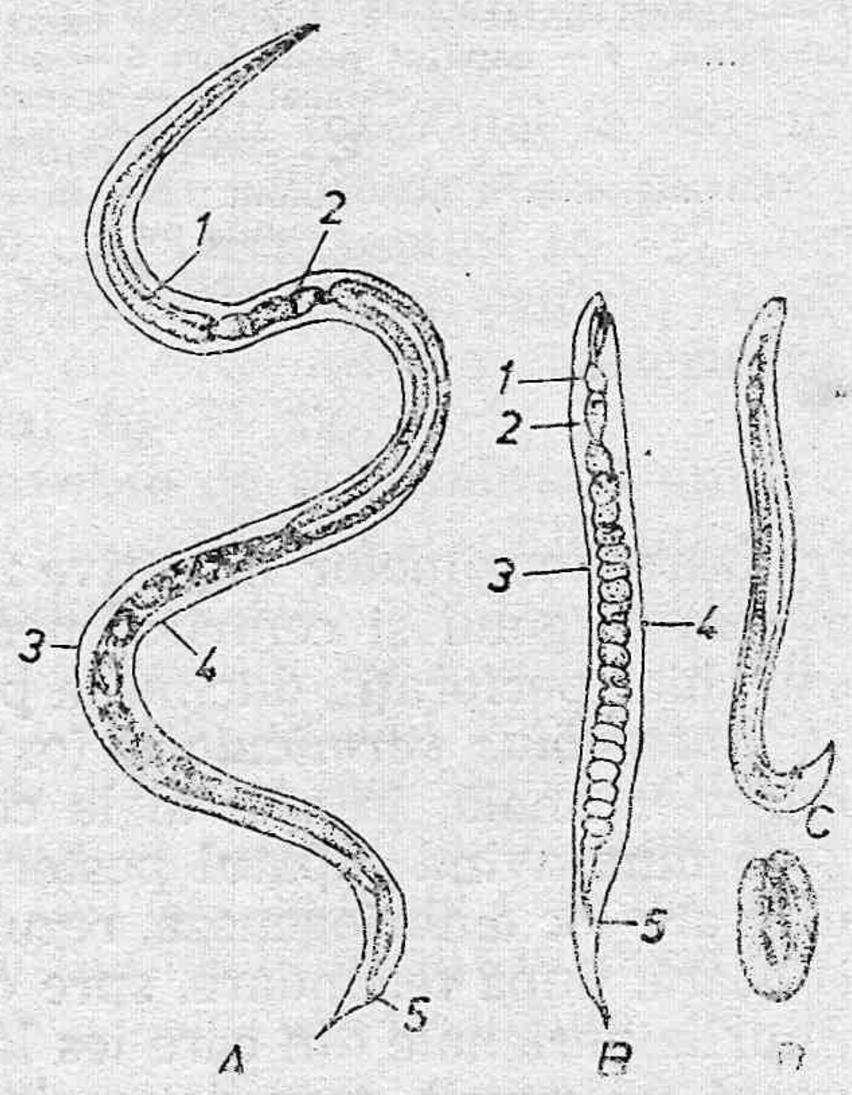


Fig. IV.25. *Strongiloides stercoralis :*
A — femela strongiloidă ; B — femela rabditoidă liberă :
1 — esofag ; *2* — intestin ; *3* — uter ; *4* — orificiu genital femel ; *5* — anus ; C — larva rabditoidă ; D — ou.

ditoide se transformă în adulți liberi. Femelele acestora elimină ouă care în condiții favorabile dau larve rabditoide, iar în condiții nefavorabile larve strongiloide infestante pentru om. (fig. IV.25). Pătrund în corpul omului pe cale cutanată, iar prin circulația sanguină ajung în alveolele pulmonare, și prin căile respiratorii în faringe de unde se reîntorc în intestin.

Unele larve pot rămîne în plămîni. Se întîlnesc și cazuri de autoinfecție exogenă prin retroinfecții sau autoinfecție endogenă prin constipație. Strongiloidoza are ca manifestări tulburări digestive, cu alternanță de diarei cu constipații, dureri abdominale, ca și tulburări nervoase manifestate prin insomnii, oboseală, prurit și depresiune nervoasă.

Trichinella spiralis parazitează la animale (porci, porci mistreți, urși, cîini, șobolani) și la om. Este mai frecventă în S.U.A. decît în Europa. Trăiește în intestinul subțire, infestarea făcîndu-se prin ingerarea de carne parazitată. Larvele închistate se eliberează, se fixează în intestin și se maturează în 2 zile (fig. IV.26).

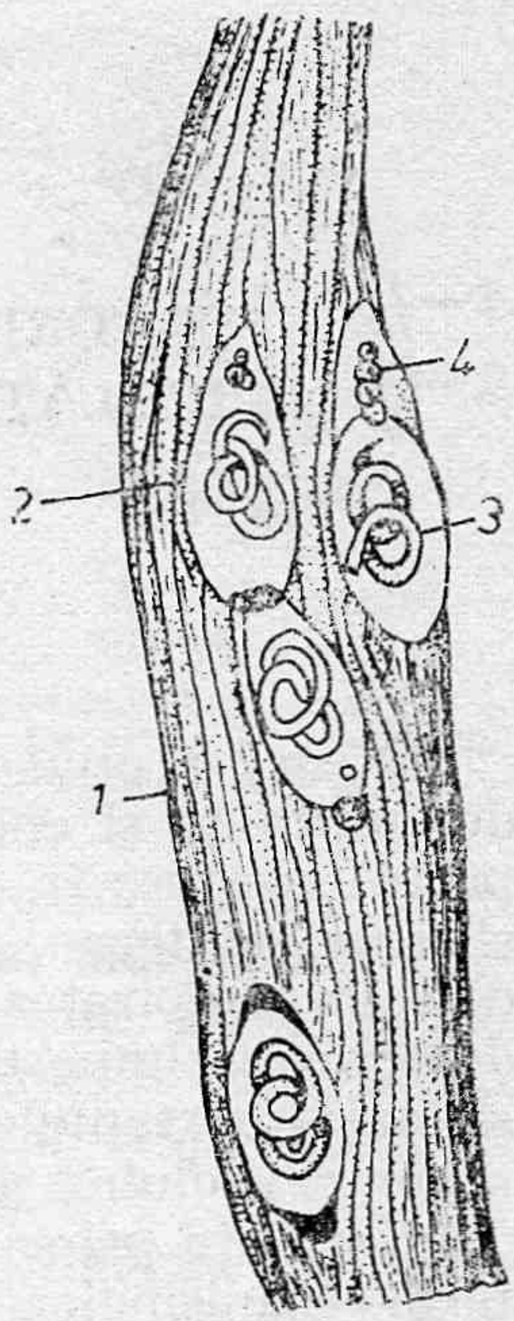


Fig. IV.26. *Trichinella spiralis*:
(larve închistate în mușchi).
1 — fibră musculară; *2* — chist; *3* — larvă spiralată; *4* — depozite calcaroase.

Femela măsoară 3—4 mm, iar masculul 2 mm. După fecundare masculii mor, iar femelele vivipare depun 1 500—1 800 larve odată și 10 000—15 000 larve în cursul vieții. Pe cale sanguină ajung în mușchi (diafragma, limbă, intercostali), cresc, se spiralează și se închistează, iar după 6 luni chiștii se calcifică, putînd rezista astfel pînă la 40 de ani. În faza intestinală trichineloza se evidențiază prin tulburări digestive, tulburări nervoase datorită răspîndirii larvelor în circulația sanguină și limfatică iar în cazul fazei musculare tulburări cardiace și generale, dureri musculare puternice și în cazuri de infestare masivă pot duce la un sfîrșit letal.

Toxocara canis și *T. cati* sînt nematode parazite în intestin la cîini și pisici. Ouăle eliminate pe sol și ingerate de copii trec prin pereții intestinali și cu circuitul sanguin ajung la ficat sau în alte organe, unde se încapsulează, oprindu-și evoluția, iar la doi ani după infestare mor. Sînt paraziți nespecifici omului.

V. CORELAȚIA ÎNTRE FUNCȚIILE SISTEMELOR CIRCULATOR ȘI RESPIRATOR LA NEVERTEBRATE

Existența unui organism viu este asigurată prin schimbul permanent de substanțe și energie dintre acesta și mediul ambiant ca și de transportul acestora în interiorul corpului, pînă la nivel celular. Patru dintre sistemele interne, realizează metabolismul celular : sistemele circulator, digestiv, respirator și excretor. Dintre acestea cel circulator joacă un rol deosebit de important deoarece aduce celulelor nutrimentele și oxigenul și preia substanțele catabolice și CO_2 pe care le elimină prin celelalte trei sisteme, preluînd de la acestea noi nutrimente și oxigen.

Unul din principalele caractere ale evoluției constă în creșterea adaptării organismelor față de acțiunea directă sau indirectă a factorilor din mediu. Astfel, eficacitatea adaptărilor la viața sedentară este aproximativ egală la *Spongieri*, *Hidrozoare*, *Briozoare*, *Cirripede*, dar gradul în care mediul acționează asupra planului fundamental de structură descrește de la *Spongieri* la *Cirripede*, adică de la grupele inferioare la cele superioare. Aceeași lege se manifestă și în procesul formării *mediului intern*, ca un intermediar între țesuturi și mediul extern. De exemplu, la *Spongieri* și *Hidrozoare* schimbul gazos se face direct în contactul cu apa, mediul intern reprezentînd în acest caz mai ales un mediu trofic, parțial incretor.

Odată cu apariția unui mediu intern mai specializat, acesta preia schimbul de gaze și produsele de excreție.

Pentru menținerea *constanței compoziției chimice* a mediului intern, adaptările respiratorii și excretorii se perfecționează prin apariția unor organe respiratorii și excretorii diferențiate.

La organismele primitive, simple, schimbul de gaze se realizează prin simpla difuziune ; la cele mai complexe, apar mecanisme de intensificare a difuziunii, reprezentate prin :

1. *Adaptări respiratorii externe* ce constau în apariția și amplificarea unor suprafețe respiratorii, care intensifică afluxul de oxigen, către suprafața corpului și îndepărtarea CO_2 de corp. Acestea se realizează prin dezvoltarea unor mecanisme speciale pentru ventilarea suprafețelor respiratorii, reprezentate prin mișcările respiratorii și curenții de apă sau aer care scaldă epiteliul respirator.

2. *Adaptări respiratorii directe* care dezvoltă și perfecționează mecanismele pentru preluarea și eliminarea gazelor respiratorii către suprafețele respiratorii. Ele se manifestă prin modificări structurale și funcționale ale epiteliului respirator, care măresc permeabilitatea sa pentru gaze și prin extinderea suprafeței epiteliilor respiratorii.

3. *Adaptării respiratorii interne*, care tind să deplaseze în interior suprafețele respiratorii sau să le protejeze în alt mod și care duc la apariția de mecanisme ce perfecționează transportul intern al gazelor respi-

ratorii de la epiteliul respirator la țesuturile consumatoare. Ele se realizează prin intermediul sistemului circulator.

La metazoarele primitive, *Spongieri, Celenterate, Platelminți, Nemerțieni* și *Nematelminți*, primele două în majoritatea sedentare, organele respiratorii lipsesc. Respirația este tisulară, cu adaptări care măresc suprafața corpului sau înlesnesc accesul apei în țesuturi, ca de exemplu pungile subgenitale de la Scyphozoare, ce favorizează pătrunderea O_2 la gonade, sifonoglifele, lojele gastrale de la *Anthozoare*, tegumentul ciliat de la *Turbellariate* (fig. V.1.).

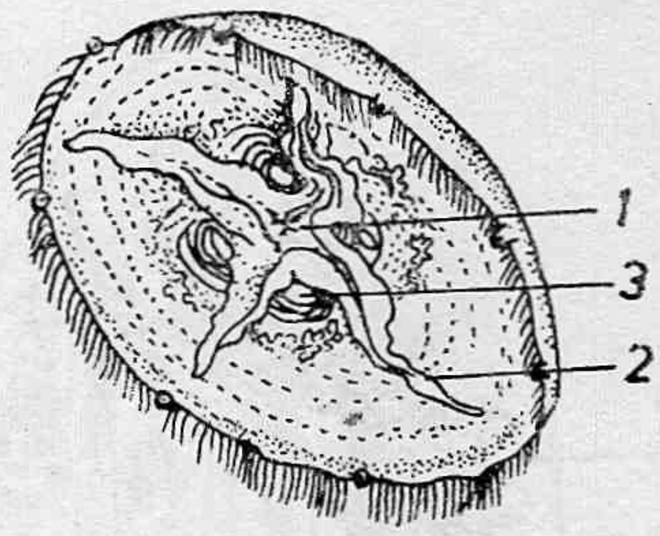


Fig. V.1. *Aurelia aurita* — ventral :
1 — orificiul buco-anal ; *2* — brațe bucale ; *3* — orificiul pungilor subgenitale.

La acestea, mediul intern lipsind, interacțiunea are loc numai între celulele cele mai apropiate, cea dintre celulele cele mai îndepărtate realizîndu-se slab și foarte lent. Amoebocitele lor încărcate cu substanțe nutritive și excretoare, completează transportul acestora în corp. Lipsa organelor circulatorii este asociată și cu lipsa organelor respiratorii, ca și cu existența la unele grupe a unui sistem nervos difuz.

La Hidrozoarele coloniale însă, rețeaua de canale gastrale din cenosarc, joacă rol de sistem circulator al coloniei, vehiculînd nutrimentele la toți indivizii coloniei. La fel pot fi considerate porțiunile periferice ale sistemului gastro-vascular și pungile gastrale de la *Scyphozoare* și lojele de la *Anthozoare*, care au pierdut în cea mai mare parte funcția digestivă, epiteliul lor ciliat determinînd curentul lichidului nutritiv. Aceste canale sînt cu diametrul mare și nu ajung la nivel celular. La fel, ramificațiile intestinului în tot corpul la Plathelminte (Polyclade, Triclade) îndeplinesc rolul de transport al nutrimentelor, dar fără a ajunge la nivel celular. La *Rhabdocoele* (Turbelariate) dar mai ales la *Rotifere* încep să se diferențieze *cavități schizocelice* în care circulă lichidul intern sub influența contracțiilor musculare. Acestea pot fi considerate ca un început de formare a unui sistem circulator.

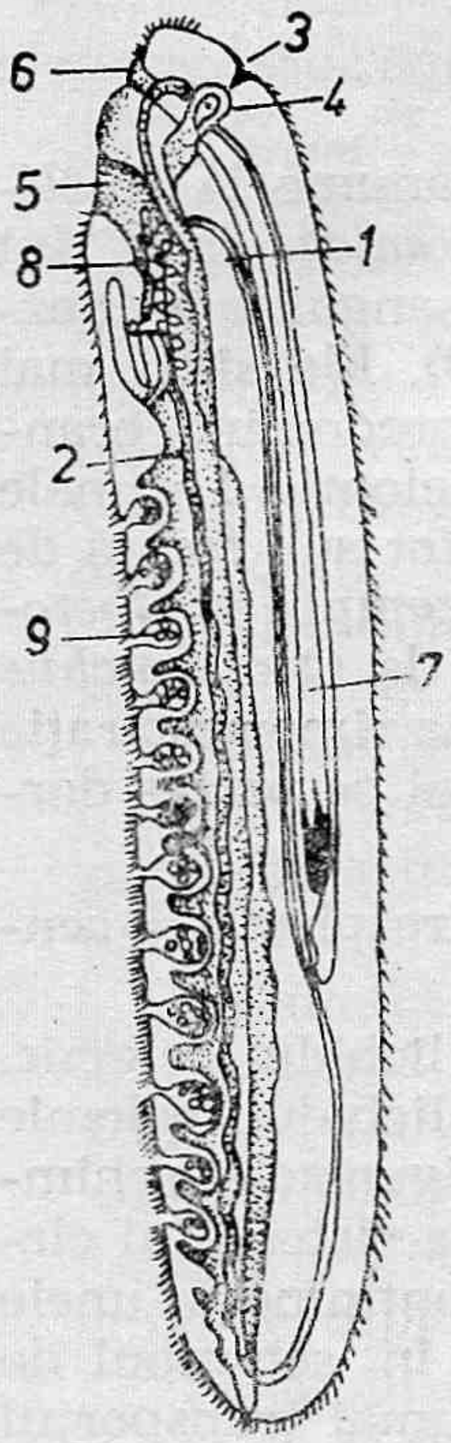


Fig. V.2. Schema unui nemerțian. Vedere laterală :
1 — vas dorsal ; *2* — vas lateral ; *3* — ochii ; *4* — ganglioni cerebroizi; *5* — gura ; *6* — orificiul trompei ; *7* — trompa în teaca sa ; *8* — organe excretoare ; *9* — ovare.

Sistemul circulator apare pentru prima dată la *Nemerțieni* (fig. V.2) ca două vase laterale longitudinale, legate la capete și în care sensul circulației nu este încă precizat, fiind determinat de contracția mușchilor corpului : la unii *Nemerțieni* apare și un al treilea vas, vasul dorsal care se leagă de cele laterale prin vase transversale. Aceste vase sînt dotate cu mușchi circulari și longitudinali, care asigură o circulație regulată.

La nevertebratele superioare, care sînt în permanentă mișcare, rolul hidrocinetic este preluat de mișcări ciliare, musculare, ale apendicelor la *Anelidele Polichete*, ale carapacei la *Crustacei*, ale valvelor la *Bivalve*, ale sifonului la *Cephalopode*, care pe

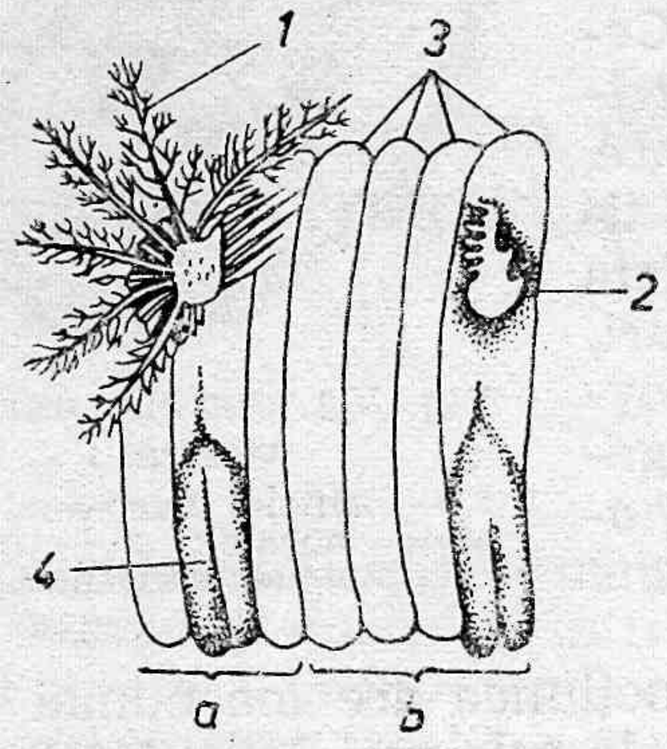


Fig. V.3. Arenicola marina; două segmente branhiale: *1* — branhie; *2* — baza unei branhii tăiate; *3* — inele; *4* — sac parapodial; *a*, *b* — două segmente branhiale.

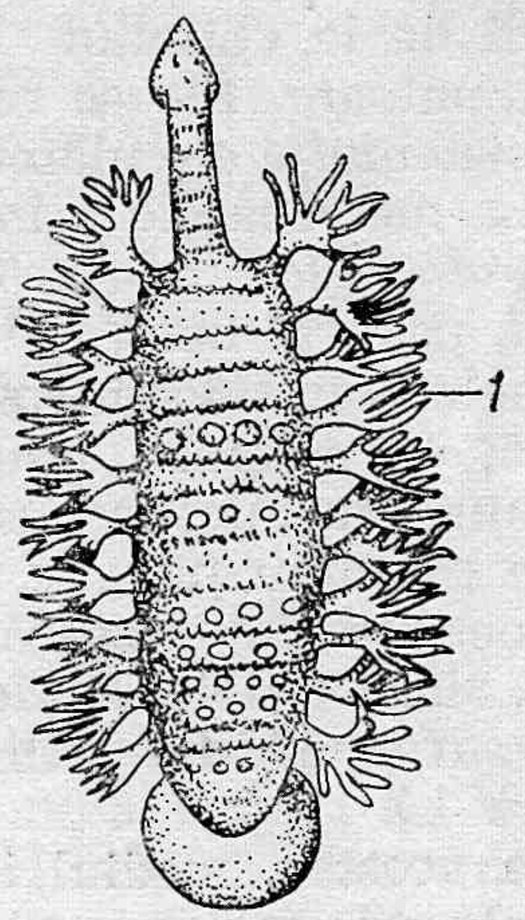


Fig. V.4. *Ozobranchus jantseamus*: *1* — foițe branhiale

lîngă locomoție, realizează și o dirijare a curentului de apă spre organele respiratorii.

Organe respiratorii autentice apar la Coelomate și anume la *Anelide (Polichete)*, sub formă de *branhii sanguine* sau *coelomice*, care sînt expansiuni ramificate ale peretelui corpului. Branhiile sanguine se dezvoltă la nivelul parapodelor, bogat capilarizate (fig. V.3). Ele sînt mai dezvoltate la formele sedentare. La *Polichetele erante* predomină branhiile celomice, mediul respirator constituindu-l lichidul celomic. La unele *Oligochete* și *Hirudinee* pot să apară branhii secundare, tot sub formă de expansiuni vascularizate ale peretelui corpului. Așa de exemplu la *Cystobranchus respirans* se găsesc vezicule respiratorii, iar la *Ozobranchus jantseamus* foițe branhiale pe laturile corpului (fig. V.4). La rîme respirația rămîne *tegumentară* pe toată suprafața corpului sau numai pe partea dorsală, ca la *Nereis*.

C u v i e r afirmă că toate animalele care au organe respiratorii centrale au în același timp *inimă* și *ficat*.

La Anelide funcția circulatorie este preluată întîi de lichidul celomic. La unele Polichete, de exemplu *Afroditidae, Gliceridae*, lichidul celomic conține hemoglobină și pătrunde în branhiile celomice, asigurînd și schimbul gazos între celom și exterior. Funcția fundamentală a sistemului circulator este trofică, sîngele fiind bogat în proteine, dar conținînd la unele specii, în soluție, hemoglobină sau clorocuprină cu rol în schimbul de gaze. Funcția inițială a pigmenților respiratori nu este numai transportul de oxigen, ci acumularea lui în rezerve pentru momentele de oprire a mișcărilor respiratorii. La majoritatea Anelidelor apare însă un sistem circulator format dintr-un *vas sanguin dorsal*, un *vas sanguin ventral*, *o rețea periintestinală și un vas perineural*, legate prin vase laterale metamerice. Sîngele oxigenat din vasul dorsal trece în rețeaua periintestinală, preia nutrimentele și le duce în vasul ventral. Prin vase parietale sîngele din vasul ventral și cel perineural trece spre peretele corpului, la or-

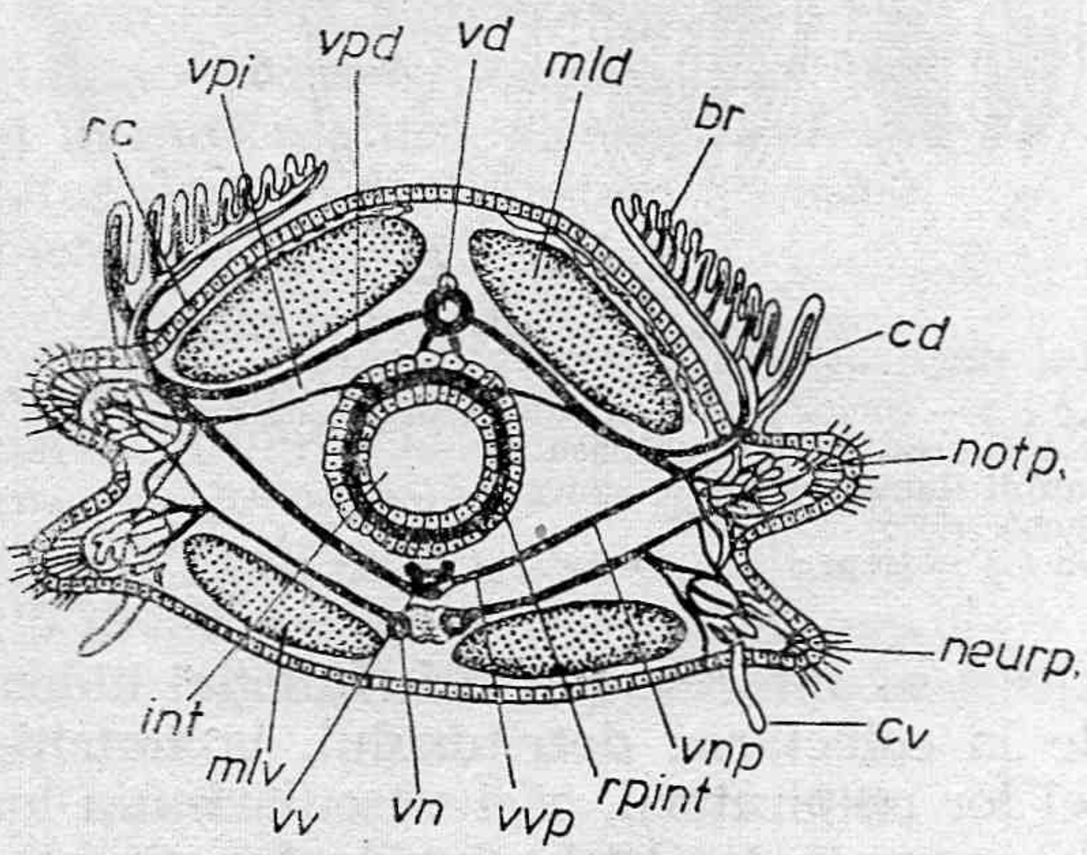


Fig. V.5. Schema circulației într-un segment de polichet :

rc — rețea capilară subtegumentară ; *vpi* — vas parapodo-intestinal ; *vpd* — vas parapodal dorsal ; *mld* — mușchi longitudinal dorsal ; *br* — branhie ; *cd* — cir dorsal ; *notp* — notopod ; *neurp* — neuropod ; *cv* — cir ventral ; *vnp* — vas neuroparapodial ; *rpint* — rețea periintestinală ; *vvp* — vas ventroparapodial ; *vn* — vas neural ; *vv* — vas ventral ; *mlv* — mușchi longitudinal ventral ; *int* — intestin ; *vd* — vas de sînge dorsal.

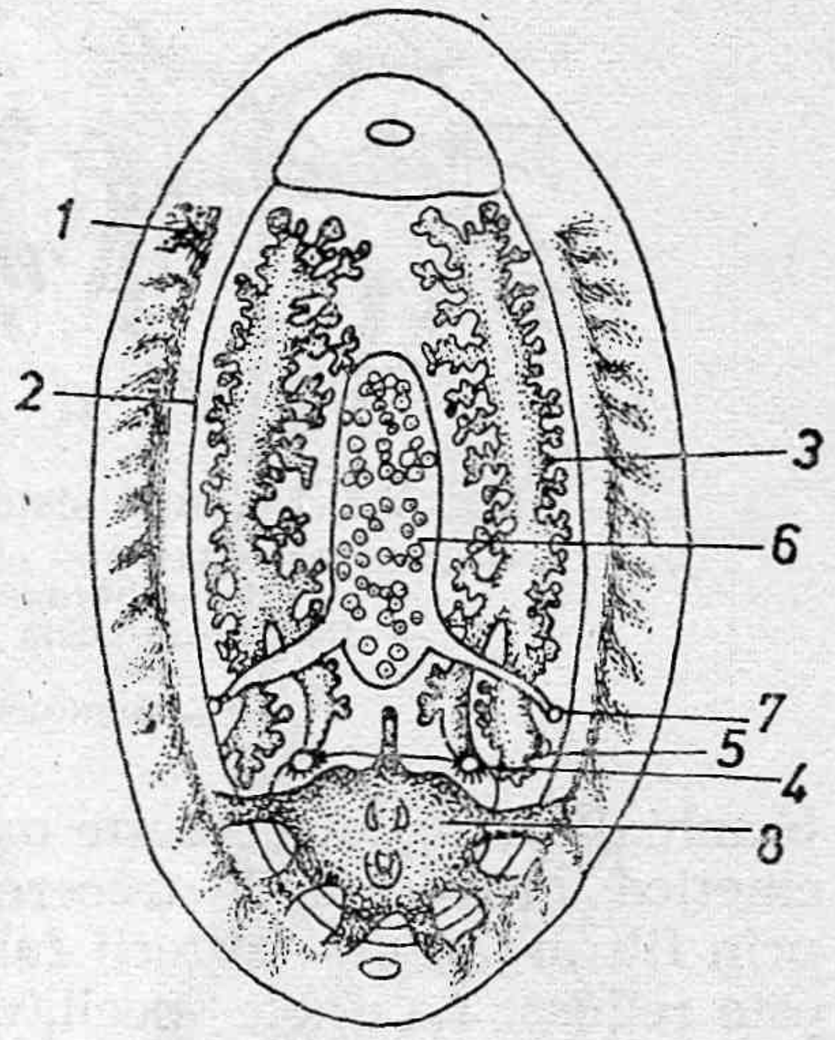


Fig. V.6. Schema organizației unui poliplacofor :

1 — branhii ; *2* — șanț paleal ; *3* — metanefridia ; *4* — orificiu venopericardic ; *5* — orificiu excretor ; *6* — gonada ; *7* — orificiu genital ; *8* — inima.

gane, iar de aici la branhii pentru oxigenare. O parte a sîngelui oxigenat trece din branhii în vasul dorsal, iar o altă parte direct în rețeaua periintestinală. Sîngele din vasul dorsal irigă și ganglionul faringian și organele de simț (fig. V.5).

La *Hirudineele Acanthobdellide* cele 4 lacune celomice înlocuiesc vasele de sînge.

Caracteristica generală a sistemului circulator la Annelide este pe de o parte nivelul destul de scăzut al diferențierii histologice, iar pe de altă parte, caracterul absolut închis al acestuia și complexitatea *arhitectonică avansată*.

Circulația este regulată, dar lipsește un organ propulsor central. Ea se realizează prin contractilitatea vaselor longitudinale și a arcurilor anterioare. La Annelide există un antagonism între celom și sistemul circulator, dezvoltarea unuia reducînd funcția celuilalt.

Unele Celomate sînt lipsite de sistem circulator, ca de exemplu *Priapulide, Sipunculide, Briozoare, Chetognate.*

La *Moluște*, majoritatea acvatice, respirația se realizează prin branhii primare sau ctenidii, de obicei o pereche, exceptînd *Monoplacophorele (Neopilina)* cu 5—6 perechi de branhii dispuse metameric, *Poliplacophorele* care au numeroase branhii metamerice (fig. V.6), și *Nautiloideele* au două perechi de branhii ca și *Aplacoforele*, iar unele *Gasteropode* și *Septibranhiatele (Lamellibranchia)*, au branhii reduse. O evoluție a branhiei se poate urmări la *Lamellibranhiate ;* de la o pereche de ctenidii simple la *Prosobranchia*, la branhii filamentoase lungi bifurcate *(Filibranchia)* și apoi la *Eulamellibranchia* (fig. V.7), la care ramurile ascendente și descendente se leagă între ele ca și cu cele vecine prin trabecule dînd lame

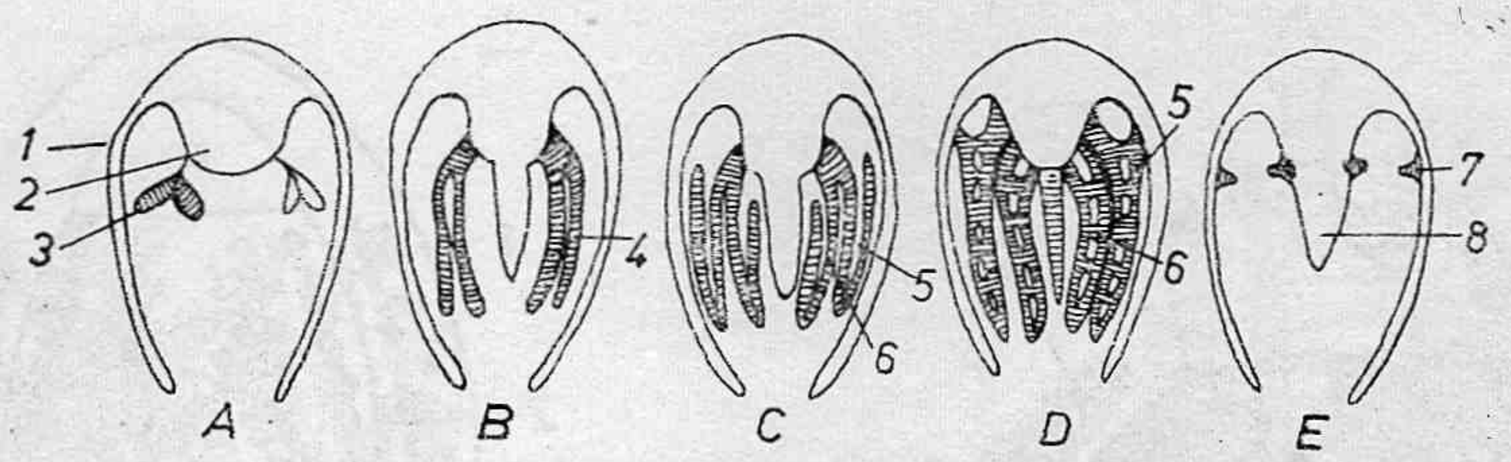


Fig. V.7. Evoluția sistemului respirator la *Lamellibranchia* :
A — protobranchia ; *1* — cochilie ; *2* — picior ; *3* — ctenidii bipectinate ;
B — *Filibranchia : 4* — branhii filamentoase ;
C, D — *Eulamellibrachia :* branhii lamelare-lama externă *(5)* și internă *(6)* ;
E — *Septibranchia : 7* — sept ; *8* — picior.

branhiale reticulate. Aceste modificări se datoresc creșterii funcției hidrocinetice, provocată de trecerea de la colectarea detritusului, la nutriția prin filtrare și nu creșterii funcției lor respiratorii, căci vascularizația lor este redusă. La unele specii, ca de exemplu la *Ostrea lurida* funcția respiratorie este preluată de mantaua intens vascularizată. La *Septibranchia* branhiile se reduc, funcția hidrocinetică fiind preluată de musculatura septelor ce împart cavitatea paleală.

La *Nudibranhiate* ctenidiile dispar, fiind înlocuite funcțional cu alte tipuri de branhii, sau la formele mici, branhiile lipsesc total. La *Pulmonate,* adaptate la viața terestră, apare un organ respirator, plămînul, format prin vascularizarea puternică a plafonului cavității paleale și comunicînd cu exteriorul printr-un pneumostom.

Sistemul circulator la moluște îmbracă o gamă largă de tipuri mergînd de la un sistem deschis lacunar pînă la un sistem aproape închis. Aici apare și organul propulsor, inima, situată dorsal, înconjurată de *pericard* (rest din celom), formată dintr-un ventricul și 2 auricule cu excepția *Nautiloideelor* care au 4 auricule și a unor Gasteropode care au 1 auricul ; la *Lamellibranhiate,* ventriculul înconjoară ca un manșon, intestinul.

Sub forma cea mai simplă, sistemul circulator se găsește la *Aplacofora,* format din 2 sinusuri, dorsal și ventral. Partea terminală a sinusului dorsal se înfundă în celom, iar musculatura peretelui celomului devine contractilă, formînd un ventricul care împinge sîngele postero-anterior, în sinusul dorsal. Nu au vase de sînge. La *Poliplacofore* apare un vas aortic dorsal deschis în sinusul cefalic și o arteră viscerală care vascularizează tubul digestiv și hepatopancreasul. Restul sistemului este lacunar. Sîngele venos se adună în trei sinusuri longitudinale din picior, de unde prin sinusuri aferente trece la branhii, se oxigenează și apoi prin sinusuri eferente se întoarce în auricule. La *Gasteropode* se formează trunchiuri arteriale și venoase scurte și ramificate, iar restul sistemului rămîne lacunar.

Sîngele venos se adună în sinusuri periviscerale de unde o parte trece pe la rinichi, se purifică, și apoi la branhii de unde prin eferentele branhiale merge la inimă ; o altă parte din sînge trece direct în vasele eferente. Sîngele din inimă este preponderent arterial, exceptînd *Opistobranhiatele* la care este strict arterial. Din inimă pleacă o aortă care dă o ramificație, artera viscerală.

Dintre *Cefalopode*, la *Nautilus* apar primele capilare în piele, în timp ce la *Dibranhiate*, în special la *Decapode* acestea se extind și în musculatură, sistemul circulator devenind un sistem aproape închis.

Sîngele venos de la cap și brațe, se adună într-un sinus de la baza capului. De aici pleacă printr-o venă cefalică ce se bifurcă în 2 vene cave, care trec pe la rinichi (la nivelul cărora formează diverticuli acinoși), se purifică de cataboliți, apoi trec în cîte o inimă branhială contractilă, care-l pulsează spre branhii. Prin vasele eferente sîngele oxigenat se reîntoarce în cele 2 auricule și de aici în ventricul. Din ventricul pleacă o aortă cefalică din care se desprind artere la cap, brațe, sifon, manta și intestinul anterior cu glandele salivare și hepatopancreas și o aortă abdominală ce vascularizează peretele dorsal al corpului, intestinul mediu și posterior și glandele genitale (fig. V.8). Circulația aproape închisă asigură nutriția și respirația în bune condiții a tuturor organelor, permițînd Cefalopodelor să ajungă la dimensiuni gigantice, de exemplu *Architheutis* (18 m).

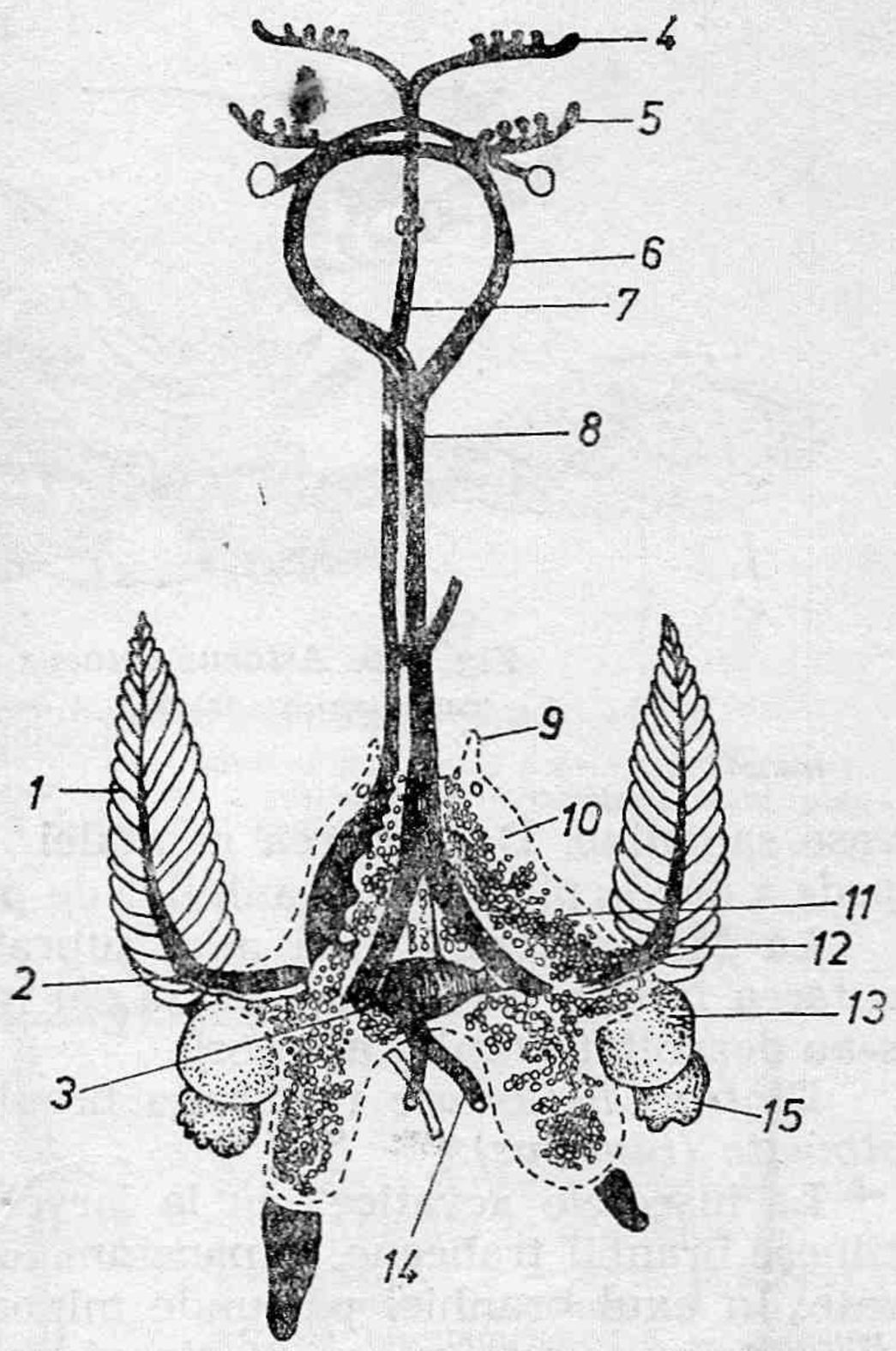


Fig. V.8. Sistemul circulator, respirator și excretor la cefalopode :
1 — branhie ; *2* — auricul ; *3* — ventricul ; *4* — arteră branhială ; *5* — vena branhială ; *6* — sinus venos inelar ; *7* — aortă cefalică ; *8* — venă cefalică ; *9* — orificiu excretor ; *10* — rinichi ; 11 — venă cavă ; *12* — venă aferent branhială ; *13* — inimă branhială ; *14* — aortă abdominală ; *15* — glandă urinară.

La *Artropode* organele respiratorii sînt foarte diferențiate în funcție de mediul în care trăiesc. Artropodele adaptate la mediul acvatic au o respirație tegumentară sau branhială, în funcție de dezvoltarea exoscheletului chitinos. Unii crustacei entomostracei, de talie mică și cu exoscheletul delicat cum sînt *Copepodele* și *Pantopodele* și *Hidracarienii*, au păstrat respirația tegumentară. La mulți crustacei apar branhii tegumentare saciforme sau penate, formate din epipoditul apendicelor toracice, protejate la unele specii în camere branhiale, alcătuite din expansiunile laterale ale carapacei (fig. V.9). Excepție fac *Izopodele* și *Stomatopodele* la care respirația are loc prin exopoditul pleopodelor. Ventilarea branhiilor se face prin mișcarea apendicelor branhiale sau a acelor din apropierea lor. Este posibil ca tendința branhiilor de a se plasa pe apendicele toracice, să fie corelată cu avantajul de a combina curenții respiratori cu cei alimentari. Reducerea branhiilor este corelată cu dezvoltarea suprafeței respiratorii a peretelui corpului. Astfel, la *Ostracode* branhiile sînt slab dezvoltate, iar respirația se face prin peretele intern al carapacei, bogat în lacune sanguine. La fel la *Tanaide* dintre Malacostracei, există o cameră branhială formată de carapace și prevăzută cu un bogat plex de

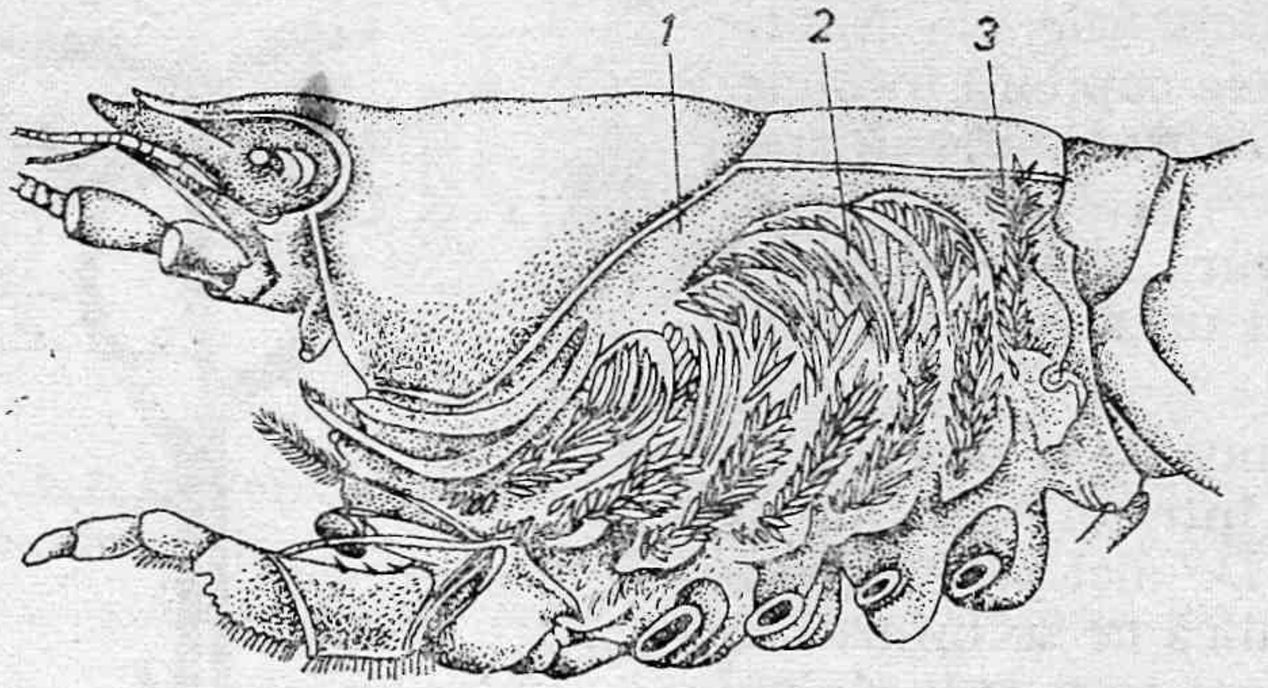


Fig. V.9. *Astacus astacus* (cavitatea branhială) :
1 — cavitatea branhială ; *2* — podobranhii ; *3* — pleurobranhie.

vase sanguine. Dezvoltarea mantalei ca suprafață respiratorie la *Cirripede* a dus la pierderea branhiilor de pe apendice.

La Malacostraceii mai mici suprafața respiratorie se amplifică prin cutarea foițelor branhiale, iar la cei mai mari, *Stomatopode* și *Decapode* s-au dezvoltat branhii accesorii.

Dintre *Chelicerate* respirația branhială se păstrează numai la *Merostomate (Limulus).*

La insectele acvatice sau la larvele acvatice ale unor insecte, se întîlnesc branhii traheene, expansiuni foliacee sau filiforme bine vascularizate. În axul branhiei pătrunde mixocelul în care vin vasele branhiale eferente cu sînge venos și pleacă vasele branhiale eferente cu sîngele oxigenat, spre inimă. Toate tipurile de branhii se caracterizează prin dezvoltarea maximă a suprafeței respiratorii în contact cu mediul extern.

Artropodele adaptate la viața terestră au căpătat unele adaptări care să împiedice evaporarea, să favorizeze păstrarea rezervei de apă din corp și să protejeze suprafețele respiratorii împotriva uscării. Împotriva pierderii de apă din corp, ele au căpătat o cuticulă chitinoasă, prevăzută la insecte și cu o epicuticulă ceroasă, impermeabilă. Aceasta face ca epiteliul respirator să fie întotdeauna umed. Totodată organele respiratorii externe dispar și apar cele interne, sub formă de plămîni și trahei.

Dintre crustacei, puțini s-au adaptat la viața terestră, adaptările lor fiind mai primitive. Exemplu : la crabul cocotier *Birgus latro* branhiile se reduc și în cavitatea branhială apar proeminențe foarte vascularizate, ce o transformă în cavitate pulmonară. La izopodele terestre (Ex. *Porcellio scaber*) pe exopoditul apendicelor abdominale apare un sistem de tuburi aeriene ramificate, amintind de trahei (fig. V.10).

La *Arahnide* se întîlnesc atît plămîni cît și trahei. Plămînii foliacei sînt sub forma unor invaginații ectodermice saciforme care formează atriul pulmonar, în care se găsesc un număr mare de lame pulmonare bine vascularizate.

Lamelele pulmonare sînt formate din două foițe paralele, susținute de stîlpi numiți pilaștri. Ele închid între ele spațiile sanguine intralamelare. Între lamelele pulmonare sînt cuprinse spațiile aeriene. Pe suprafața superioară a fiecărei lamele, se găsesc butoni cuticulari care mențin distanța dintre lamele.

Aerul pătrunde printr-o stigmă într-un striu pulmonar, iar de aici trece în spațiile aeriene interlamelare (fig. V.11).

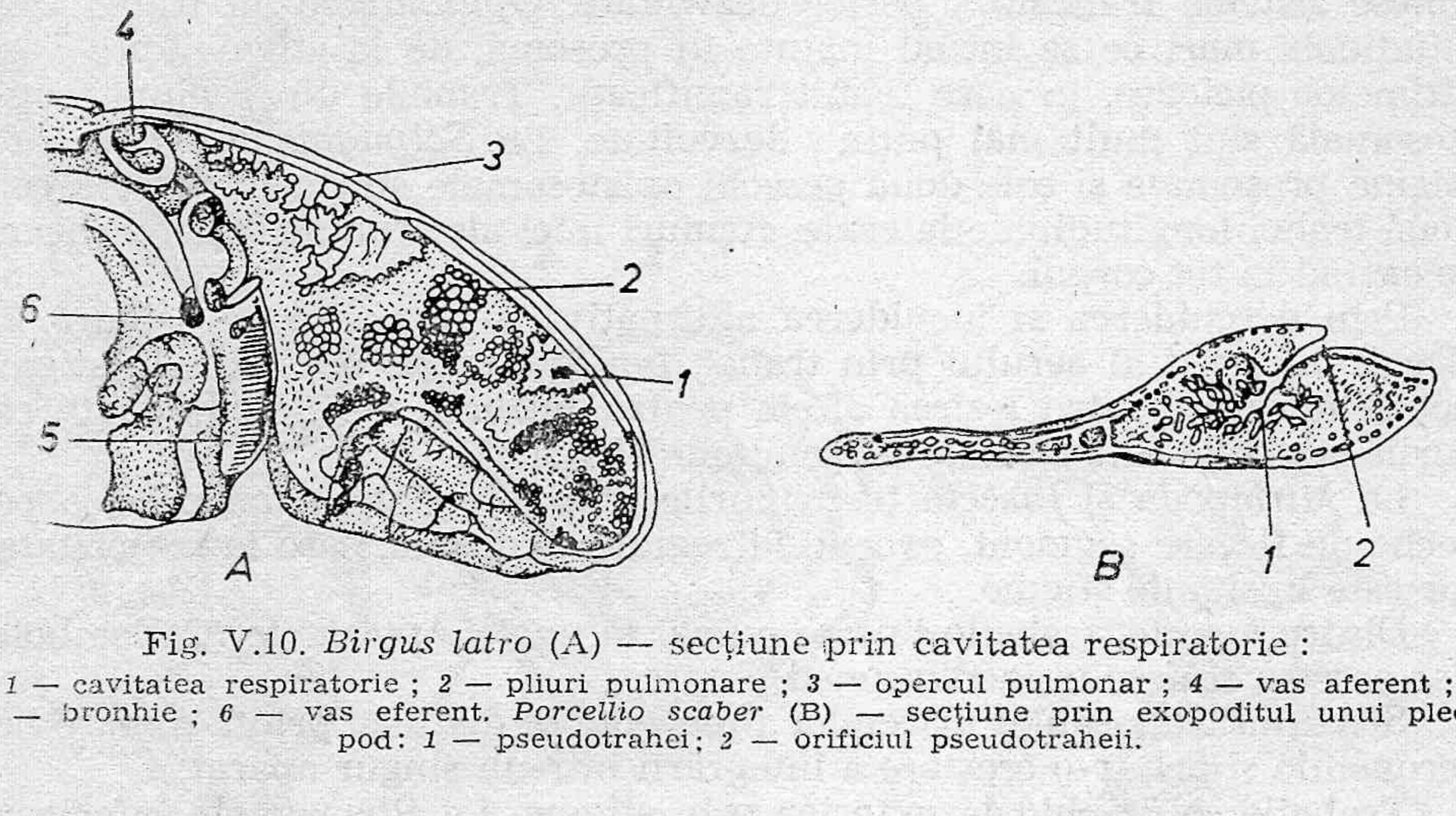


Fig. V.10. *Birgus latro* (A) — secțiune prin cavitatea respiratorie : *1* — cavitatea respiratorie ; *2* — pliuri pulmonare ; *3* — opercul pulmonar ; *4* — vas aferent ; *5* — bronhie ; *6* — vas eferent. *Porcellio scaber* (B) — secțiune prin exopoditul unui pleopod: *1* — pseudotrahei; *2* — orificiul pseudotraheii.

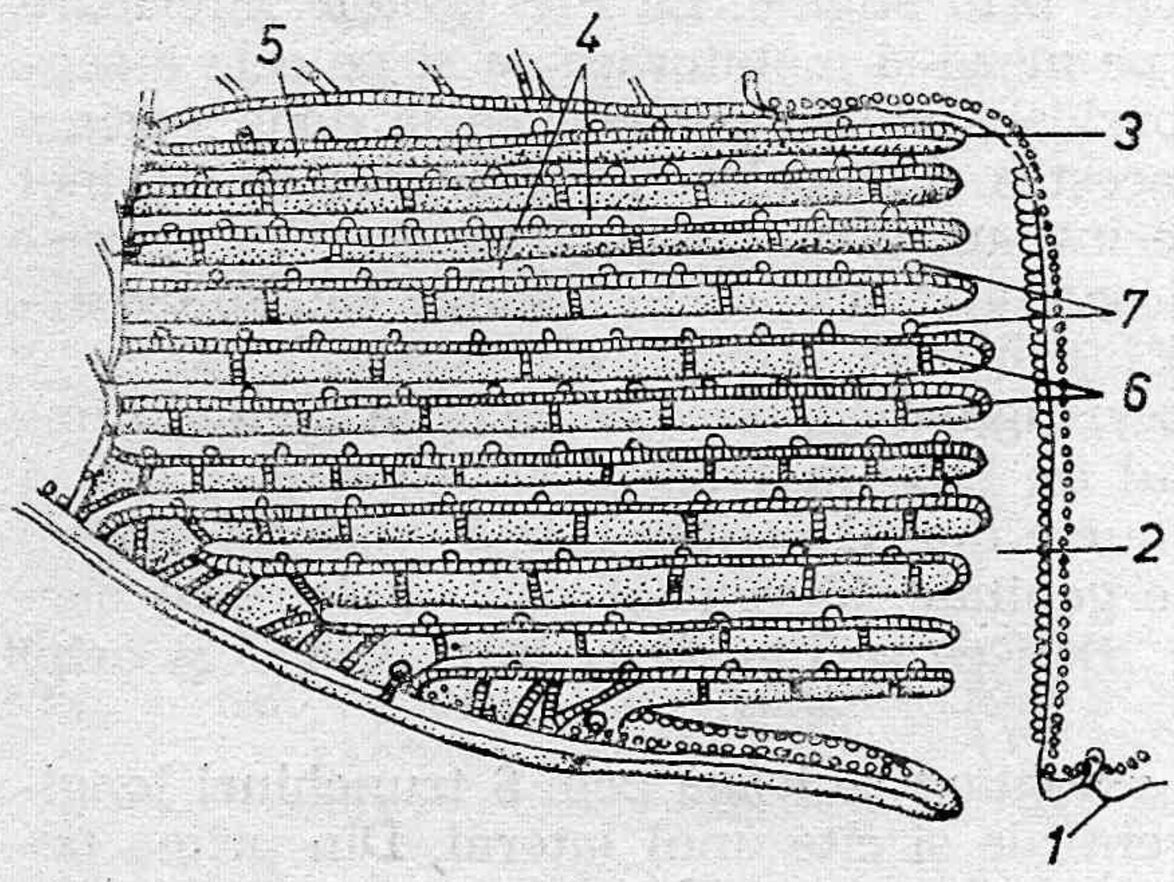


Fig. V.11. Schema structurii plămînului la arahnide : *1* — stigmă ; *2* — atriu pulmonar ; *3* — lamelă pulmonară; *4* — spații aeriene interlamelare ; *5* — sinusuri sanguine interlamelare ; *6* — pilaștri ; *7* — butoni cuticulari.

La unele grupe, plămînii sînt însoțiți de trahei, iar la altele se găsesc numai trahei, sub forma unor tuburi ramificate, menținute deschise de o spirală chitinoasă. La formele slab chitinizate (*Acariforme* și păianjenii tetrapneumoni), traheile lipsesc. Traheile se formează pe fața ventrală a mezosomei. Sub forma cea mai primitivă, ele apar de fapt la *Onicofore* ca fascicule cu tuburi foarte fine, de 1—3 μ în diametru, deschise prin stigme în lungul corpului.

La majoritatea *Araneelor dipneumoni* există două perechi de trunchiuri traheene, în locul uneia din cele două perechi de plămîni.

La Arahnide se pot distinge două tipuri de sisteme traheale. În unele cazuri traheile folosesc pentru a oxigena sîngele, iar transportul respirator îl realizează hemolimfa. Traheile formează un mănunchi dens, ce atîrnă într-un sinus hemocelian și sînt considerate ca plămîni traheali, fiind asemănători cu plămînii foliacei, dar cu suprafața respiratorie tubulară în loc de lamelară. În alte cazuri tuburile traheene se extind pînă la nivelul țesuturilor, servind drept capilare pentru transportul respirator. Acestea sînt mult mai comune și se găsesc la păianjeni, Pseudoscorpioni, Solpugide, Opilionide și Acarieni. La Opilionide și Solpugide se în-

tîlnesc sisteme traheale superior dezvoltate. *Opilionidele* au trahei longitudinale mari ce se întind înainte în prosomă, de la stigme spre baza ultimelor picioare, în care trimit ramificații. Traheile din regiunea opistosomală sînt mult mai puțin dezvoltate. La *Solpugide* perechea de stigme prosomale și cele două perechi opistosomale sînt conectate la cele două trahei longitudinale laterale. Ramuri mici ale trunchiurilor traheene se extind în tot corpul.

Prin deschiderea și închiderea alternativă a stigmelor se asigură un circuit constant al aerului prin trahei, într-o direcție dată. Unele stigme pot fi folosite pentru ieșirea altele pentru intrarea aerului. În toate cazurile stigmele sînt asociate cu somitele VIII și IX.

La *Miriapoda* și *Insecta* trunchiurile traheene sînt metamerice, o pereche de fiecare segment, exceptînd regiunea cefalică, care la majoritatea lor este lipsită de stigme.

Dintre insecte, traheile lipsesc numai la unele *Apterigote* (Collembola) dar acestea trăiesc în mediu umed.

Sistemul traheean al insectelor Pterygote se distinge printr-o mare heteronomie și printr-o creștere a integrării într-un singur aparat.

Traheile se deschid la exterior prin stigme. La Pterygotele inferioare se găsesc 10 perechi de stigme pe mezo-și metatorace ca și pe cele 8 segmente abdominale. La cele superioare ele se pot reduce la două : prima și a zecea sau numai una din acestea. Stigmele sînt susținute de un inel chitinos, peritrema. Aerul trece într-un atriu cu 1—2 camere, cu un sistem de închidere format din piese chitinoase, ce se apropie sau se depărtează sub acțiunea unor mușchi închizători și deschizători (fig. V.12).

În atrii sînt peri și glande peristigmatice, a căror secreție uleioasă împiedică pătrunderea apei. Atriul dă într-un trunchi transversal scurt și gros din care se desprind 3 ramuri : dorsal pentru inimă, visceral pentru intestin, corpii grași și glandele genitale, și ventral pentru sistemul nervos. În torace este un al 4-lea ram ce se ramifică la picioare și aripi (fig. V.13).

Trunchiurile transversale segmentare se leagă prin 6 trunchiuri longitudinale : două dorsale, două ventrale și cîte unul lateral. Din prima pereche de trahei se desprind ramuri dorsale și ventrale pentru protorace și cap.

Din trahei aerul trece în traheole (fig. V.14) capilare produse de o celulă traheală terminală (40—70 μ) a cărei citoplasmă le învelește și care se termină orb. Acestea formează împletituri „aplicate" pe organele interne de unde pătrund în interiorul celulelor și asigură direct schimbul respirator. La bunele zburătoare *(Diptere, Himenoptere)* pe trunchiurile principale se formează saci aerieni mari (fig. V.15) sau numai vezicule pe trunchiurile mici *(Coleoptere)* care reduc greutatea specifică a corpului.

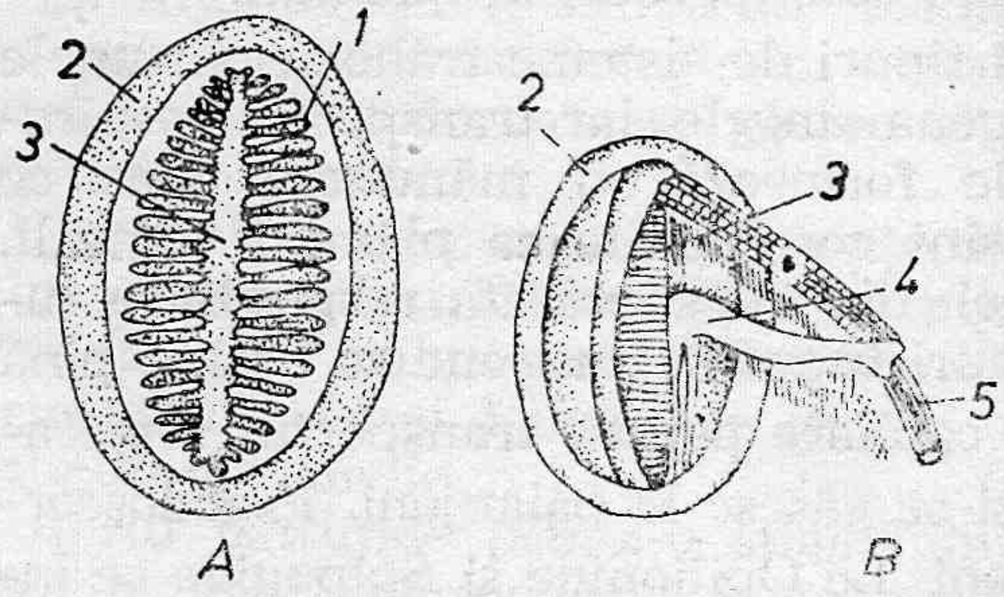


Fig. V.12. Structura orificiilor traheene la omida unui fluture sfingid :
A — aspect exterior al stigmei; B — mecanismul de închidere și deschidere : *1* — vîrșa stigmatică ; *2* — peritremă ; *3* — orificiul atrial ; *4* — pîrghia de închidere ; *5* — mușchi deschizători.

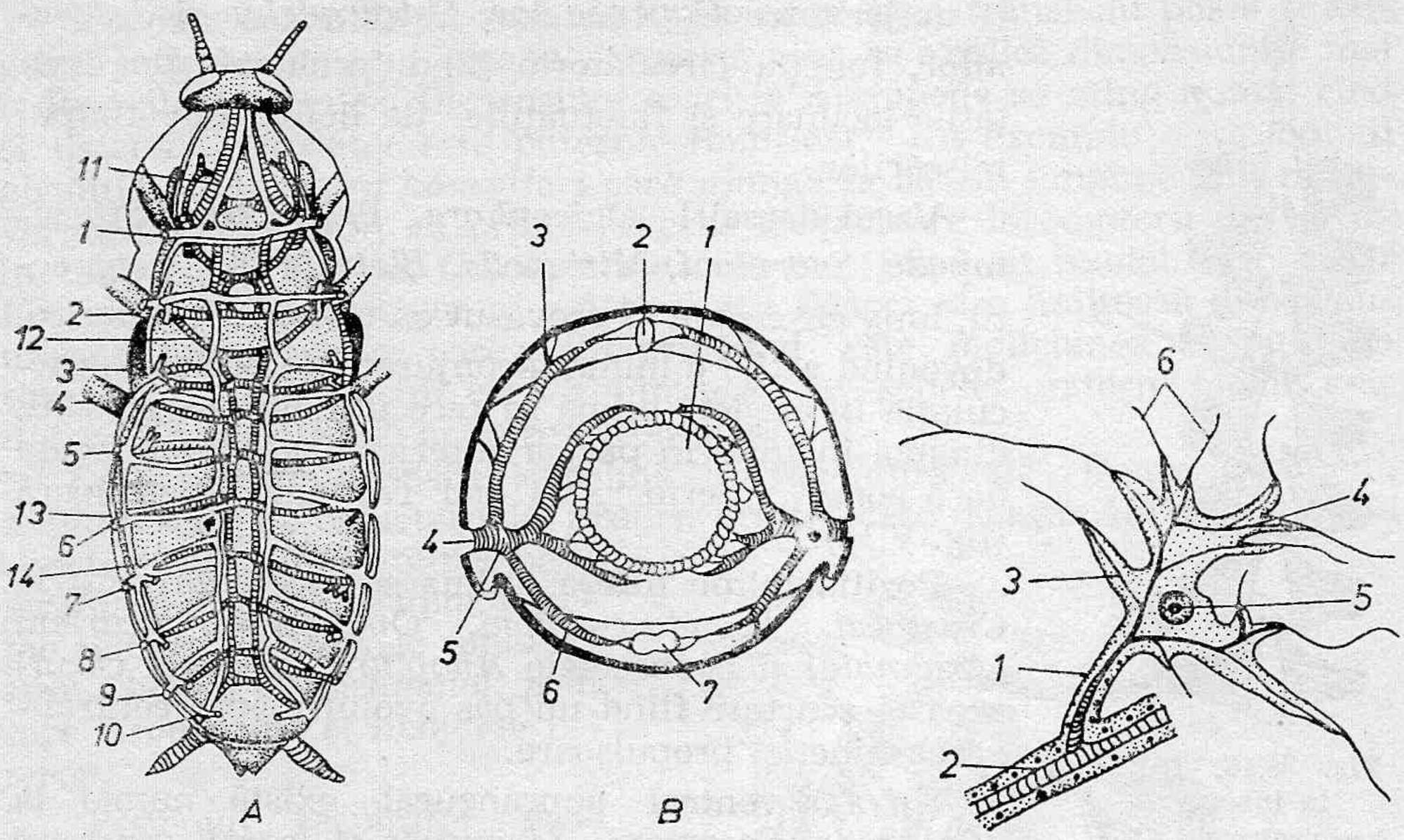


Fig. V.13. *Blatta orientalis* :
A — schema rețelei traheene ; *1—10* — stigme ; *11* — trunchi cefalic dorsal ; *12* — trunchi longitudinal dorsal ; *13* — trunchi longitudinal ventral ; *14* — ramuri transversale. B — secțiune transversală printr-un segment abdominal : *1* — intestin ; *2* — inimă ; *3* — ram trahean dorsal ; *4* — stigmă ; *5* — ram visceral ; *6* — ram ventral ; *7* — lanț nervos.

Fig. V.14. Terminații traheene:
1 — trahee ; *2* — spirală chitinoasă ; *3* — celulă traheală ; *4* — citoplasmă ; *5* — nucleu ; *6* — traheolă intracelulară.

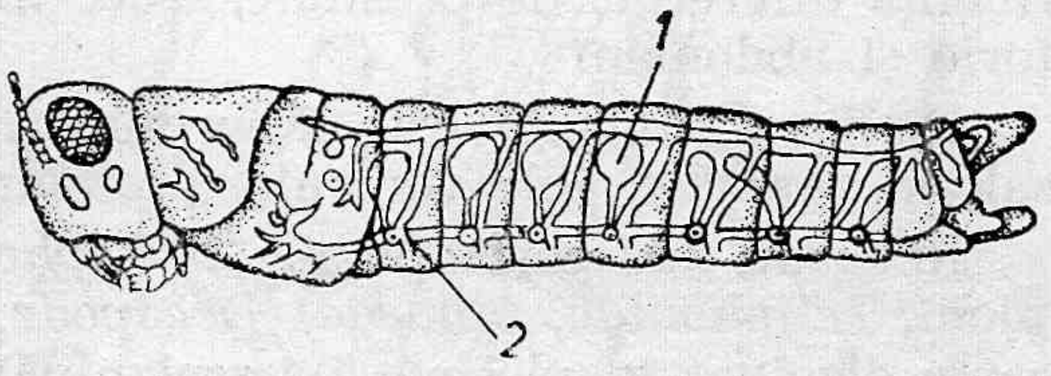


Fig. V.15. Trunchiurile traheene și sacii aerieni la *Melanoplus femur rubruny* :
1 — sac aerian ; *2* — trunchi trahean.

Schimbul respirator se realizează în majoritatea cazurilor prin difuziune, prin flexionarea corpului, sau cel mult prin mișcări de comprimare și extensie a traheilor.

Mișcări respiratorii se observă la *Solifuge* și *Araneae (Arahnide)*, la *Coleoptere* (prin mișcările segmentelor abdominale) la *Odonate* (prin mișcările sternitelor), la *Tetigoniide* (prin apropierea tergitelor abdominale de sternite). Mecanismele neuro-scheleto-musculare, care asigură mișcările respiratorii, sînt adaptări respiratorii externe determinate de creșterea intensității metabolismului la Arthropodele superioare.

Din cauza preluării rolului de transportor de gaze la nivel celular de către trahei, sistemul circulator suferă o reducere și simplificare. El este format din cîte un vas dorsal și ventral legate prin arcuri laterale : vasele mici și capilarele dispar redevenind astfel un sistem lacunar.

Există o corelație între dimensiunile corpului și gradul de dezvoltare a sistemului circulator. La Arthropodele mici, de exemplu unele *Copepode* (Calanus), *Cladocere* (dintre *crustacei)* și la *Gamaside* (dintre acarieni), sistemul circulator este redus numai la inimă sau lipsește complet

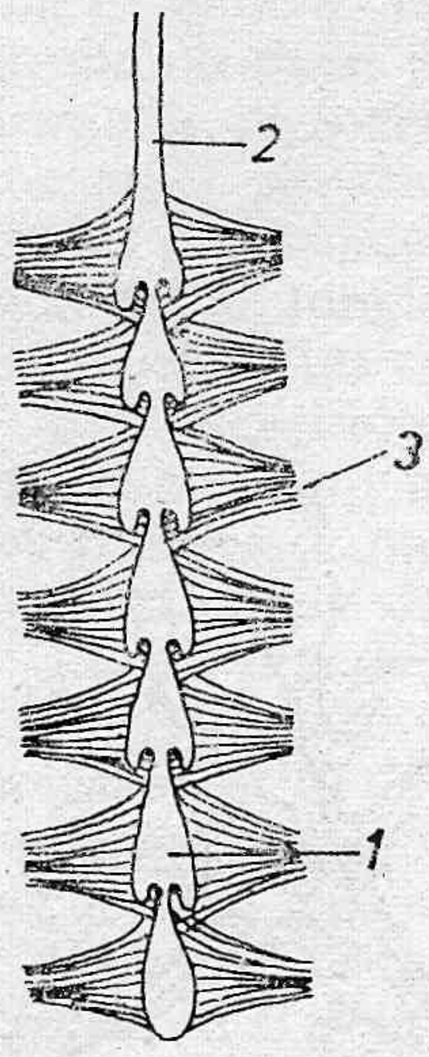


Fig. V.16. Inima la insecte :
1 — ventriculit ; *2* — aortă ; *3* — mușchi aliformi.

la majoritatea *Copepodelor, Ostracodelor* și *Acarienilor*, funcția circulatorie fiind preluată de cavitățile lacunare și fluctuațiile de lichid din timpul mișcărilor.

Vasul dorsal la *Onicophore, Phillopode, Stomatopode, Scorpioni, Miriapode, Blattide* este contractil, lung cît corpul și prevăzut cu ostiole metamerice, devenind astfel o inimă înconjurată de pericard. Circulația în această inimă se face într-un singur sens, dinapoi-înainte. În partea anterioară acest vas poate da o aortă anterioară și mai rar una posterioară (fig. V.16).

Poziția inimii diferă. Inima se scurtează mult la *Crustacei, Pseudoscorpioni, Opilionide, Acarieni (Arahnide)* și la insectele *Anoplure*, în unele cazuri această scurtare fiind un pas evolutiv spre centralizarea funcției propulsoare.

Un vas ventral supraneural există numai la *Miriapode, Scorpioni, Xiphosure* și la unii crustacei superiori, la care comunicația cu vasul dorsal se face printr-o arteră sternală dorso-ventrală.

Partea venoasă a sistemului circulator lipsește în cazurile cele mai simple. Astfel la insecte, inima situată în abdomen în apropierea tubului digestiv și a tuburilor *Malpighi*, aspiră prin ostiole sîngele cu nutrimente și purificat de cataboliți. Sîngele trece prin aortă la cap și apoi sub influența diferenței de presiune, trece în torace spre musculatura locomotorie și abdomen.

Dirijarea sîngelui este determinată de diafragmele musculoase dorsale și ventrale, cele ventrale împingînd sîngele în sus antero-posterior.

În cazuri mai perfecționate, la *Xiphosure, Arahnidele pulmonate (Scorpioni, Teliphonide, Araneae), Decapode*, sîngele conținînd pigmentul respirator dizolvat în plasmă (hemocianină) trece din arteră în mici sinusuri periferice, de unde se adună într-un sinus venos mare. De aici este dirijat spre branhii și prin canale branhio-pericardice spre pericard.

Reducerea sistemului circulator la insecte este determinată deci de dezvoltarea respirației traheene. *Onicophorele, Arahnidele traheate (Opilionide, Pseudoscorpionide, Pedipalpi)* care au respirația traheană, au sistemul circulator simplificat ca și insectele.

La insecte, funcția sistemului circulator este funcția trofică, excretoare și de asigurare a schimbului gazos numai la organele mici.

Lipsa unor organe respiratorii centrale atrage după sine și lipsa unui sistem ramificat de artere. În sîngele insectelor nu există pigmenți respiratori, exceptînd larvele de *Chironomide* care trăiesc în mîl (cu deficit de oxigen) și care au hemoglobina dizolvată în hemolimfă. Participarea sistemului circulator al Insectelor la transportul parțial al oxigenului, se constată indirect prin adaptări pentru saturarea hemolimfei cu oxigen. Exemplu : camera posterioară a inimii larvelor de *Culicide* care este înconjurată de ramificații traheene abundente sau „*branhiile hemale*“ de la larvele de *Diptere*.

Se poate conchide că schimbul respirator prin trahei nu poate fi asigurat satisfăcător prin organele masive, ceea ce explică dimensiunile mai reduse ale insectelor. Dimensiuni mari la Artropode se ating numai cînd și sistemul circulator este puternic ramificat. Un exemplu este crabul gigantic *Microcheira kämpfferi* care ajunge la 33 cm lungime și 3 m anvergura apendicelor, cu prima pereche de picioare locomotorii de 1,5 m, în timp ce la insecte, *Coleopterele* cele mai mari au numai 15 cm, iar libelulele 13 cm. Desigur că există și alți factori care limitează dimensiunile corpului, printre care unul principal este moliciunea corpului în timpul năpîrlirilor ; un corp voluminos cu schelet extern moale s-ar deforma puternic sub apăsarea greutății.

Echinodermele constituie prima încrengătură de Deuterostomieni, avînd o serie de caracteristici proprii printre care menționăm revenirea la simetria radiară și anume pentaradiară și apariția unor sisteme noi ca : sistemele ambulacrar, hemal și perihemal, prin care circulă apa și lichidele interne.

Sistemul respirator propriu-zis este rareori prezent la echinoderme, deoarece sistemul ambulacrar foarte dezvoltat servește la circulația apei, îndeplinind în același timp și funcția respiratorie. Apa pătrunde în corp printr-o placă ciuruită, placa madreporică, situată dorsal, trece apoi prin canalul hidrofor spre polul oral și se varsă într-un inel ambulacrar peristomial. Din acesta se desprind 5 canale radiare în lungul brațelor. Din fiecare canal radiar se desprind de o parte și de alta, canale transversale care se termină la capăt printr-un picior ambulacrar.

Fiecare picior ambulacrar prezintă în cavitatea generală cîte o veziculă ambulacrară contractilă, iar piciorul sau podionul proemină în afară. Podionul prezintă la extremitatea distală o ventuză, cu fibre radiare, iar la limita cu vezicula ambulacrară se găsește o valvulă. Apa ajunsă în veziculă compresează asupra pereților săi, vezicula se contractă și lichidul este împins în podion,

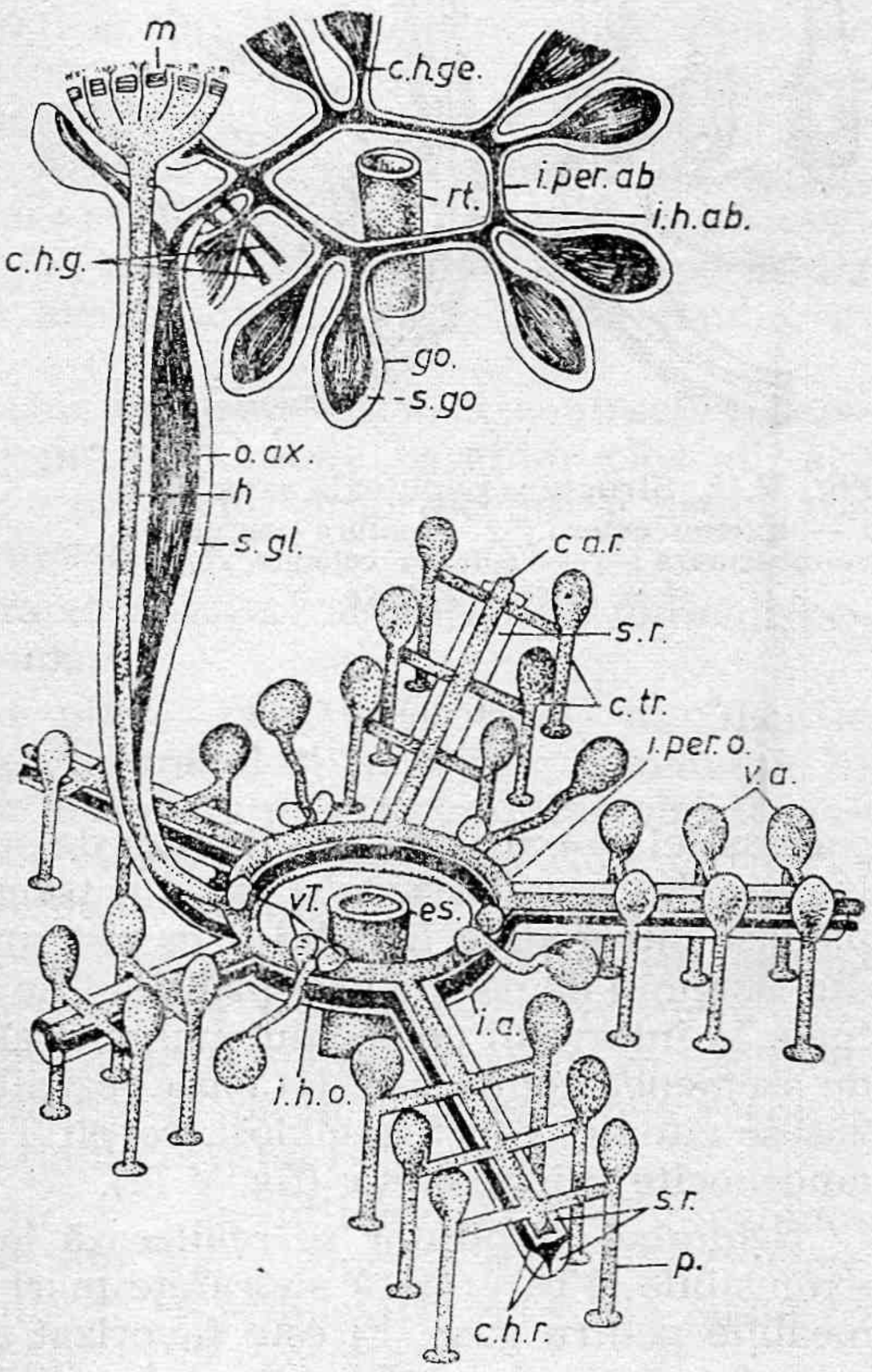


Fig. V.17. *Asterias* (Asteride). Schema sistemului ambulacrar (punctat), a sistemului hemal și spongios (hașurat) și a sistemului perihemal (în alb) :

c.a.r — canal ambulacrar radiar ; *c.h.g* — cordoane hemale genitale ; *c.h.r* — canale hemale radiare ; *c.tr.* — canale transversale ; *es* — esofag ; *go* — gonade ; *h* — canal hidrofor ; *i.a.* — inel ambulacrar : *i.h.ab.* — inel hemal aboral ; *i.h.o.* — inel hemal oral ; *i.per.ab* — inel perihemal aboral ; *i.per.o* — inel perihemal oral ; *m* — placă madreporică ; *o.ax.* — organ axial ; *p* — podii ; *s.gl.* — sinus glandular ; *s.go.* — sinus gonadic ; *s.r* — sinus radiar ; *v.a* — vezicule ambulacrare ; *v.T.* — veziculele Tiedemann.

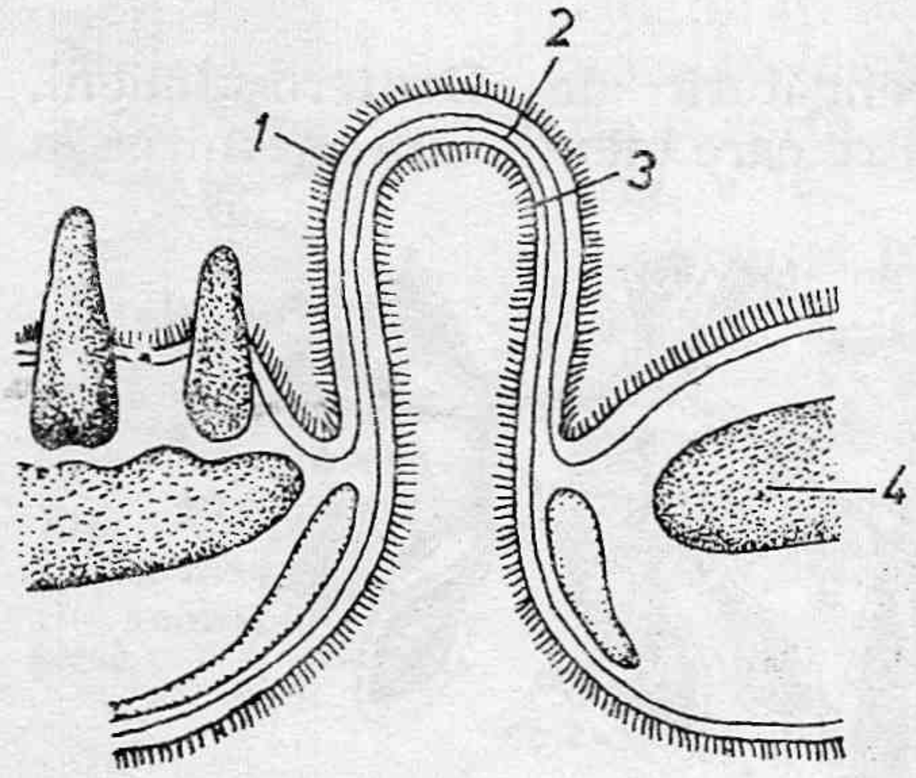


Fig. V.18. Structura papulei la asteride :
1 — epiteliu extern ; *2* — pătura conjunctivo-musculară ; *3* — epiteliu celomic ciliat ; *4* — piesă scheletică.

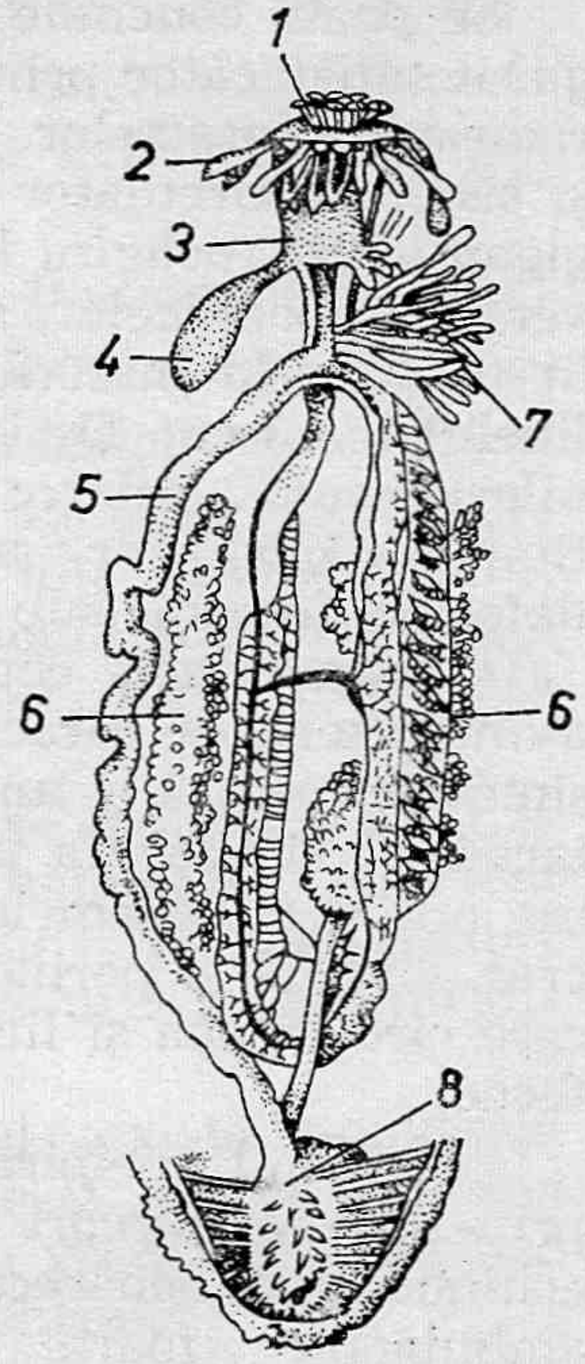


Fig. V.19. Organizația unui holoturid :
1 — tentacule ; *2* — ampule tentaculare ; *3* — inel ambulacrar ; *4* — veziculă Poly ; *5* — intestin ; *6* — organe arborescente ; *7* — gonadă ; *8* — cloac.

care astfel se extinde și se fixează de substrat cu ventuza, trăgînd corpul înainte. Între ambulacru și canalul transversal, se află o valvulă care împiedică întoarcerea lichidului în sistemul de canale. Echilibrul presiunii din sistemul de canale este menținut de prezența celor 5 vezicule Poly, situate în interradii pe canalul ambulacrar peristomial și ai căror pereți sînt de asemenea contractili. La baza veziculelor Poly, de o parte și de alta se găsesc cîte doi corpi spongioși, corpii Tiedemann cu rol în producerea de amoebocite și în excreție (fig. V.17).

Schimbul respirator se realizează la nivelul ambulacrelor care sînt extensibile și care oferă suprafețe mari de membrane foarte subțiri, permeabile pentru gaze. El este favorizat și de curenții care se formează la suprafața corpului prin mișcarea cililor vibratili și ai apendicelor. De exemplu acoperirea unui șanț ambulacrar la un Asterid reduce schimbul respirator cu 10%.

Pe lîngă funcția locomotorie și respiratorie, ambulacrele mai joacă rol de excreție și de organe senzoriale. Adaptările respiratorii diferă la fiecare clasă și uneori și la subunități mai mici. Ele constau din amplificări ale suprafeței aducînd lichidul celomic în imediata apropiere a apei marine, sau din mecanisme de pompare a apei mării, cu rol respirator, situate în special la capătul intestinului posterior.

La *Crinoide* sistemul ambulacrar prezintă unele particularități, constînd în prezența unui număr mare de canale hidrofore (pînă la 150), care por-

nesc din inelul ambulacrar peristomial și se deschid în spațiile celomice periesofagiene. Placa madreporică lipsește, funcția sa fiind preluată de existența a peste 1500 pori acviferi răspîndiți în interradiile întregii suprafețe a corpului. Porii acviferi se deschid în interior, în pîlniile ciliate care se continuă cu scurte canale neciliate ce converg în canale colectoare, deschise în celom. Apa pătrunsă prin porii acviferi este antrenată de cilii pîlniilor spre cavitățile coelomului, iar de aici, prin canalele hidrofore în inelul și canalele ambulacrare.

La *Asteride* respirația se realizează pe lîngă ambulacre, și prin *branhii tegumentare*, numite *papule*. Acestea sînt mici excrescențe de 2—3 mm, situate la suprafața corpului, între plăcile calcaroase (fig. V.18). Ele sînt proeminențe ale tegumentului și celomului, ambele ciliate, între care pătrunde o pătură de țesut conjunctiv cu fibre longitudinale și circulare care determină evaginarea lor. La bază papulele comunică cu un sinus dependent de cavitatea celomică. Papulele sînt răspîndite pe ambele fețe ale corpului împlinind și funcția excretoare.

La *Holoturide* respirația se face prin organe speciale numite organe arborescente sau plămîni acviferi. Acestea sînt două tuburi foarte ramificate situate în lungul corpului care se deschid terminal în cloac. Ele au pereții musculoși și sînt căptușite cu un epiteliu ciliat și acoperite de peritoneu. Ramificațiile terminale ale organelor arborescente conduc în vezicule dilatabile (fig. V.19).

Apa pătrunde prin anusul deschis în cloac, datorită contracției mușchilor dilatatori ai cloacului, apoi prin contracția pereților cloacali, are loc deschiderea valvulei de la baza organelor arborescente și astfel apa este împinsă în ramificațiile respiratorii.

Organele arborescente se contractă adeseori simultan cu mușchii peretelui corpului, pentru a expulza apa.

Cînd organele arborescente se pierd prin eviscerație, impulsurile cloacale continuă să pompeze apa înăuntrul și în afara celomului. În mecanismul de reglare al organelor arborescente este implicat plexul nervos din peretele corpului, din capătul aboral ; pulsațiile cloacului încetează dacă acesta este separat de peretele corpului.

Spre deosebire de alte echinoderme la care în genere mișcările musculare respiratorii nu sînt ritmice, la *Holoturii* există un ritm respirator regulat, care se manifestă în raport de modificarea necesităților respiratorii. Această capacitate de a ajusta mișcările respiratorii la cerințele respirației, este un pas important în evoluția procesului respirației.

Sisteme de pompare a apei prin anus se întîlnesc și la alte echinoderme, ca de exemplu la unele *Crinoide*, constituind un mijloc de creștere a consumului de oxigen. Apa circulantă se primenește cel puțin odată pe minut, servind la respirație și în parte și la excreție.

La *Ophiuroide* în afara ambulacrelor, respirația se face și prin cei 10 saci *(burse)* branhiali, situați pe disc, la baza brațelor și înfundați între lobii stomacului. Aceștia se deschid prin 5 perechi de orificii bursale, situate de o parte și alta a bazei brațelor. Epiteliul lor ciliat asigură circulația apei prin ele, mișcările respiratorii fiind determinate de mișcarea discului, de 1—2 ori pe minut. Bursele sînt uneori foarte mari și parțial unite.

La *Echinoide* în afară de podii, respirația se realizează și prin cele 10 branhii situate la marginea membranei peristomiale. Ele sînt evaginații ale tegumentului, în care pătrunde un diverticul al sinusului celomic perifaringian, și care sînt căptușite de un epiteliu ciliat. Ridicarea și coborîrea

compaselor lanternei lui Aristotel, ridică și coboară membrana ce înconjoară sinusul celomic perifaringian, pompînd lichidul celomic înăuntrul și în afara branhiilor, înlocuind sau amplificînd agitația ciliară a lichidului celomic de către mișcările musculare. Substituirea controlului muscular, controlului cililor sau flagelilor pentru ventilarea suprafeței membranelor, este o tendință generală la nevertebratele mai mari și mai complexe.

La Echinidele neregulate se găsesc podii branhiale turtite sau plisate, care se întind de la regiunile ambulacrare aborale petaloide.

Diversitatea dispozitivelor respiratorii indică că răspunsurile independente la o necesitate fiziologică au condus la presiuni selective similare, dar cu rezultate finale diferite, deși organizația internă a echinodermelor este oarecum similară.

În ciuda diversității adaptărilor respiratorii pentru schimbul gazos, la cele mai multe echinoderme nu s-au dezvoltat mecanisme pentru transportul intern.

Un sistem circulator propriu-zis nu există la Echinoderme, rolul acestuia revenind sistemelor ambulacrar și sistemelor de lacune perihemale și hemale. Sistemul hemal este cuprins în interiorul celui perihemal (pseudohemal), urmînd același traseu cu sistemul ambulacrar, în partea sa orală.

În jurul canalului hidrofor, sistemul pseudohemal formează un canal axial sau sinus glandular în care sistemul hemal dă o rețea conjunctivă lacunară delimitată de un epiteliu ciliat, numită glandă brună. În ochiurile rețelei se găsesc amibocite și pigmenți.

În regiunea aborală sinusurile perihemale și hemale formează inele aborale perirectale, dînd apoi prelungiri hemale și perihemale ce formează sinusurile perigonadice.

În cele două sisteme lacunare circulă lichidele perihemal și hemal, cel hemal fiind bogat în substanțe proteice. Epiteliul ciliat care le căptușește ca și unele părți contractile ale pereților hemali favorizează circulația lichidului.

Țesutul spongios al sistemului hemal joacă rolul unei spline producînd hematii dar are și un oarecare rol excretor.

Celomocitele lichidului celomic contribuie la transportul oxigenului. La Holoturii, în lichidul celomic și în sinusurile hemale se găsesc hemocite cu hemoglobină, ce dau culoarea roșietică lichidului celomic și care au probabil rol în transportul oxigenului. Lichidul celomic conține, însă, puține substanțe organice, ceea ce indică rolul său limitat în transportul nutrimentelor. La aceasta servesc unele celomocite din lumenul intestinal, celom, sistemul hemal și din derma peretelui corpului care sînt umplute cu substanțe nutritive. Există unele adaptări la stocarea hranei în peretele intestinului, ca de exemplu în pereții cecumului piloric la unele Asteride.

Strînsa relație dintre sistemul hemal și intestin, la *Holoturide* și *Echinide* sugerează rolul său în distribuirea nutrimentelor. În acest sens sistemul hemal poate fi considerat un sistem circulator incipient.

VI. ENTOMOFAGII, METODE DE CREȘTERE ÎN LABORATOR ȘI PROTEJAREA LOR ÎN NATURĂ

În lumea animală există numeroase specii care prin modul lor de viață aduc mari prejudicii agriculturii, silviculturii, economiei și sănătății omului. Din vremuri memorabile, omul a luptat împotriva dăunătorilor, reacția lui spontană transformîndu-se cu timpul într-o acțiune organizată și perfecționată. Succesele rapide ale chimiei au dus la utilizarea unei largi game de pesticide cu efecte curative spectaculoase. Dar aplicarea repetată și abuzivă a acestora a produs modificarea echilibrului natural, distrugerea organismelor utile, acumularea în produsele agroalimentare, în corpul omului și al animalelor domestice, a unor compuși chimici toxici, apariția fenomenului de rezistență și poluarea mediului înconjurător. Aceste neajunsuri au determinat orientarea combaterii dăunătorilor în direcția folosirii mijloacelor biologice care fac apel la factorii naturali de reglare, la zoofagi (paraziți, prădători) și patogeni (virusuri, bacterii, ciuperci, protozoare). Acțiunea lor spontană în limitarea densității populațiilor dăunătoare reprezintă controlul biologic natural, iar folosirea dirijată definește controlul biologic aplicat sau combaterea biologică. Dintre zoofagi, insectele parazite și prădătoare alcătuiesc entomofagii care prin număr, particularități biologice și importanță, reprezintă cei mai valoroși auxiliari în combaterea biologică.

Insectele parazite (parazitoide), după *modul de infestare a gazdei*, sînt : ectoparaziți (se dezvoltă pe corpul gazdei sau în apropierea ei), endoparaziți (în interiorul gazdei), primari (parazitează gazda fitofagă), secundari (își desfășoară ciclul în parazitul primar), terțiari (în cel secundar), solitari (în corpul gazdei apare o singură larvă), gregari (în sau pe o gazdă sînt mai mulți paraziți din aceeași specie). Există un parazitism simplu în cazul infestării gazdei o singură dată și multiplu cînd aceasta este parazitată repetat de una sau mai multe specii. Este caracteristică o specificitate pentru diferite stadii de dezvoltare ale gazdei, distingîndu-se paraziți oofagi, larvari, nimfali și ai adulților. După modul de specializare a hranei entomofagii sînt : monofagi depinzînd de o singură gazdă și polifagi de mai multe. Transformarea în nimfă are loc în sau pe corpul gazdei, uneori în coconi mătăsoși pe frunze, pe fire de iarbă, sub scoarța arborilor, pe sol, în semințe etc. Adultul este liber și se hrănește cu polen, nectar (polenizator), picături de hemolimfă, secreții ale afidelor etc. Cel mai bogat ordin în specii parazite cu importanță în combaterea biologică este *Hymenoptera*, la care se adaugă și o parte din ordinul *Diptera*.

Ordinul *Hymenoptera*. Suprafamilia *Ichneumonoidea* : cuprinde specii exclusiv parazite, răspîndite în diferite biotopuri. Larvele construiesc coconi mătăsoși, solitari sau gregari, pe corpul gazdei sau pe diferite substraturi, iar adulții eclozează printr-un orificiu decupat cu ajutorul man-

dibulelor. Familia *Ichneumonidae* : larvele sînt paraziți externi sau interni, în general primari, ai larvelor și pupelor de lepidoptere, coleoptere, himenoptere,diptere, homoptere etc. *Coccygomimus (Pimpla) instigator* (F), *Itoplectis maculator* (F.), *Theronia atalantae* (Poda), infestează foarte multe specii de insecte fitofage. La *Rhyssa persuasoria* (L.) larvele sînt ectoparazite pe diferite specii de siricide și cerambicide. *Ichneumon suspiciosus* (Wesm.) parazitează omizi de *Erannis defoliaria* (Cl.), *Amblyteles vadatorius* (Illig.) de *Agrotis segetum* Schiff., *A. exclamationis* L., *Chloridea (Heliothis) dipsacea* L. etc., *Venturia canescens* Grav. pe cele de *Anagasta (Ephestia) kühniella* Hb., *Galeria mellonella* L., *Plodia interpunctella* Hb., *Tinea granella* L. etc., iar *Diadegma armillata* (Grav.) pe *Yponomeuta malinella* Zell. Familia *Braconidae* include paraziți primari, interni sau externi, solitari sau gregari, ai larvelor de lepidoptere, coleoptere, diptere, himenoptere etc. *Apanteles rubecula Marsh.* limitează larvele de *Pieris rapae* L. în culturile de legume, iar *Apanteles glomeratus* L., pe cele de *Pieris brassicae* L. în procent de 80% și sporadic *P. daplidicae* L., *P. rapae* L., *Aporia crataegi* L., *Pyrameis atalanta* L., *P. cardui* L., *Vanessa urticae* L. etc. Are 2 generații pe an și iernează în cocon ca larvă de ultim stadiu. Coconii sînt galbeni ca sulful, așezați neregulat pe frunze de varză în grămăjoare și legați între ei prin cîteva fire mătăsoase fine. *Apanteles solitarius* (Ratz.) parazitează larve de *Lymantria dispar* L. în procent de 30—60% și de *Stilpnotia salicis* L. 60%. Alte gazde sînt : *Erannis defoliaria* L., *Tortrix viridana* L., *Euproctis chrysorrhoea* L. Ciclul biologic al parazitului însumează 2 generații anuale. Coconii au colorit variabil de la alb la galben. *Meteorus rubens* Nees parazitează larve de agrotine îndeosebi de *Mamestra brassicae* L. Depune cîte 50 de ouă într-o larvă gazdă și are 2 generații pe an. Iernează ca nimfă în cocon sub pietre sau bulgări de pămînt. Coconii au culoarea castanie și se găsesc pe frunze de varză sau pe sol. *Meteorus versicolor* Wesm. are rol limitativ în populațiile de *Thaumatopoea processionea* L. Femela infestează larvele gazdei în stadiile 2 și 3. Dezvoltarea larvară durează 10—15 zile, din fiecare larvă parazitată ieșind 1—5 larve de *Meteorus*. Stadiul nimfal durează 5—10 zile, iar adulții apar la începutul lunii iunie. Parazitul are ca gazde secundare larvele de *Euproctis chrysorrhoea* L. și *Stilpnotia salicis* L., pe care probabil se dezvoltă a 2-a generație. Alte gazde : *Lymantria dispar* L., *Malacosoma neustria* L., *Hyphantria cunea* Drury, *Dendrolimus pini* L. Procentul de infestare ajunge la 30%. Coconii sînt castanii și prezintă un fir mătăsos lung cu care sînt agățați de substrat ; uneori sînt foarte numeroși, localizați pe tulpinile arborilor pe care se găsesc cuiburile de omizi și pe sol în jurul acestora. *Habrobracon hebetor (brevicornis)* Wesm. parazitează în natură omizile de *Ostrinia nubilalis* Hb. în procent de 40—80%. Poate infesta 3—4 larve depunînd în fiecare cîte 10—30 ouă. Dezvoltarea embrionară a parazitului se face în 8—9 zile, iar larvele trec prin 3 stadii, apoi țes coconi în care nimfează. Aceștia sînt albi, grupați, legați între ei prin fire mătăsoase și fixați fie pe corpul gazdei, fie în apropierea ei. Are 3—4 generații pe an. În depozite se dezvoltă pe larve de *Plodia interpunctella* Hb., *Sitotroga cerealella* Oliv., și *Anagasta (Ephestia) kühniella* Zell., limitîndu-le în proporție de peste 50%. *Thriaspis thoracicus*. Curt. infestează larvele de *Bruchus pisorum* L. în primul și al 2-lea stadiu, în procent de 60—80%, depunînd cîte un singur ou într-o larvă gazdă. Parazitul părăsește bobul de mazăre printr-un orificiu mic, colțuros, care se distinge de cel al dăunătorului, mare și circular. *Macrocentrus linearis* (Nees) parazitează lepidopterele : *Yponomeuta padella* L.,

Grapholitha delineana Tr., *Tortrix viridana* L., *Euproctis similis* Fuessl., *Archips xylosteana* L., *A. crataegana* Hübn., *Ostrinia nubilalis* Hb. Are 2—3 generații pe an. Coconii sînt mătăsoși, albi, formați dintr-o țesătură mai rară și grupați cîte 10, 15, 40, 60. Familia *Aphidiidae* : larvele sînt paraziți interni, solitari ai afidelor și își construiesc coconul în, sau sub corpul gazdei. Afidele parazitate sînt imobile, globuloase, brune, lucitoare. La *Diaeretiella rapae* M'Intonsh. larvele parazitează diferite stadii de *Brevicoryne brassicae* L., în procent de 30—80%. Femela depune 10—100 ouă în fiecare individ gazdă, dar numai o singură larvă a parazitului se dezvoltă. Are 8—10 generații pe an, fiecare durînd 15—20 zile. *Aphidius matricariae* Hal. parazitează stadii ale afidului *Myzus persicae* Sulz. în natură și sere, înregistrînd procente de 40—80%. *Lysiphlebus fabarum* Marsh. este o specie polifagă, care infestează stadii partenogenetice tinere, mai rar formele sexuate sau femelele aripate. În fiecare afid, parazitul depune cîte un ou, întreg ciclul biologic desfășurîndu-se în corpul gazdei. Dezvoltarea embrionară durează 3—4 zile, iar cea postembrionară 10—15. Are 2—6 generații pe an. Procentul de parazitare este de 50—90%. Suprafamilia *Proctotrupoidea :* cuprinde reprezentanți ale căror larve sînt endoparazite în cea mai mare parte la ortoptere, heteroptere, homoptere, neuroptere, himenoptere, coleoptere, lepidoptere, diptere etc. Familia *Proctotrupidae* cu *Proctotrupes gravidator* L., parazit polifag la *Ernobius abietis* F., *Laspeyresia strobilella* L., larve de diptere micetofilide și carabide. Familia *Diapriidae* cu *Trichopria cilipes* Kieff., care parazitează puparii de *Lucilia sericata* Meig., *Calliphora erytrocephala* Meig., *Piophila casei* Meig. Familia *Scelionidae :* se caracterizează prin specii care parazitează ouă de ortoptere, heteroptere, homoptere, lepidoptere, diptere, unele fiind polifage, altele avînd o strictă specificitate parazitară. *Trissolcus grandis* Thoms. și *Telenomus chloropus* Thoms. parazitează ouăle de *Eurygaster integriceps* Put. în procente de 80—90%. *Telenomus phalaenarum* Nees parazitează ouă de *Malacosoma neustria* L., *Lymantria dispar* L., *Dendrolimus pini* L. și *Stilpnotia salicis* L., iar *T. nitidulus* Thoms. pe cele de *Stilpnotia salicis* L. Familia *Platygasteridae :* specii de *Inostemma* au ca gazde diptere *Cecidomyiidae.*

Suprafamilia *Chalcidoidea :* cuprinde insecte ecto și endoparazite cu regim de hrană monofag, oligofag sau polifag, avînd numeroase gazde îndeosebi lepidoptere, himenoptere, diptere, coleoptere, homoptere. Puține specii sînt fitofage. Prezintă un număr mare de generații, talie mică, dezvoltare rapidă, lipsa coconului și existența poliembrioniei. Familia *Chalcididae* este reprezentată prin paraziți primari sau secundari ai stadiilor nimfale de coleoptere, lepidoptere, diptere și ai coconilor de ihneumonide și braconide. *Brachymeria intermedia* Nees parazitează în procent de 4,8—8,5% crisalidele lepidopterelor : *Lymantria dispar* L., *Malacosoma neustria* L., *Stilpnotia salicis* L., *Hyphantria cunea* Drury, *Euproctis chrysorrhoea* L., *Aporia crataegi* L., *Pieris napi* L., *P. daplidicae* L., *Tortrix viridana* L., *Zygaena filipendulae* L., etc. Familia *Torymidae :* majoritatea speciilor sînt paraziți primari ai cinipidelor și cecidomiidelor producătoare de gale. Mai puține parazitează larve și pupe de coleoptere, lepidoptere, himenoptere precum și ouă de *Mantis religiosa* L. *Torymus bedeguaris* L. are ca gazde cinipidele *Rhodites rosae* L., *R. mayri Schlecht.* de pe *Rosa canina* L., *Torymus nigricornis* (Boh.) parazitează cinipidele galigene din genurile : *Andricus, Aphelonyx, Biorhiza, Cynips, Rhodites, Neuroterus.* Familia *Pteromalidae* cuprinde specii polifage, ectoparazite, gregare, mai

ales pe larve și pupe de coleoptere și lepidoptere. Unele sînt hiperparazite. *Pteromalus puparum* (L.) parazitează crisalide de lepidoptere, îndeosebi de *Pieris brassicae* L., în procente ce ajung la 90%. *Lariophagus distinguendus* (Főrst.) se dezvoltă în coleoptere din depozite : *Sitophilus granarius* (L.), *S. oryzae* (L.), *Lasioderma serricorne* (F.), *Sitodrepa, Ptinus. Spalangia endius* Walk. are următoarele gazde : *Musca domestica* L., *Stomoxys calcitrans* L., *Chrysomyia albiceps* Wd., *Piophila casei* L., *Themira putris* L., *Sepsis, Lucilia, Calliphora, Paregle* etc. Familia *Eupelmidae* : cuprinde paraziți și hiperparaziți. Gazdele aparțin coleopterelor, himenopterelor, lepidopterelor, dipterelor etc. Hiperparaziții se dezvoltă în ihneumonide și alte calcidoide. *Anastatus disparis* (Ruschka) parazitează ouăle de *Lymantria dispar* L., iar *Anastatus bifasciatus* (Fonsc.) pe cele de *Malacosoma neustria* L., în procent de 8—15%. Familia *Encyrtidae* : este reprezentată prin paraziți la coccide, lepidoptere, psilide, sirfide, cerambicide, cecidomiile etc. *Ageniaspis fuscicollis* (Dalm.) are ca gazde : larvele de *Yponomeuta malinella Zell., Y. padella* L., *Y. cognatella* Hb., *Y. evonymella* L. etc., iar reproducerea se face prin poliembrionie. *Ooencyrtus tardus* (Ratz.) parazitează ouăle de *Malacosoma neustria* L., iar *O. kuwanai* How. pe cele de *Lymantria dispar* L. în procent de 25—50%. Familia *Aphelinidae*. Majoritatea speciilor parazitează coccide și afide, iar o mică parte aleurodide, pupe de diptere, ouă de heteroptere și ortoptere. *Azotus celsus* Walk. parazitează coccidele : *Quadraspidiotus ostreaeformis* Curt., *Aulacaspis rosae* Bché., *Asterodiaspis variolosa* Ratz., *Chionaspis salicis* L., *Salicicola kermanensis* Lndgr., *Diaspidiotus prunorum* Laing., dar s-a obținut și din ouă de *Malacosoma neustria* L., pe care le distruge în procent de 50%. *Aphelinus mali* Hal. este parazit monofag al păduchelui lînos. O femelă poate infesta 60—100 de păduchi, depunînd în fiecare cîte un ou. Are 6—9 generații pe an. Procent de parazitare : 80—100%. *Prospaltella perniciosi* Tow, parazitează larvele și femelele păduchelui din San José în procent de 60—90%. Are 3—8 generații pe an. *Aphytis proclia* Walk. cu gazdele : *Quadraspidiotus perniciosi* Comst., *Q. ostreaeformis* Curt., *Aonidiella aurantii* Marsh., *Aulacaspis rosae* Bché., *Aspidiotus hederae* Vall., *Lepidosaphes ulmi* L., *L. juniperi* Lndgr., *L. malicola* Borchs., *Chrysomphalus dictyospermi* Morg., *Parlatorea oleae* Colv., *Chionaspis salicis* L. etc. *Encarsia formosa* Gah. este un parazit monofag al musculiței albe de seră, care depune 10—100 ouă în corpul larvelor, mai rar în pupariile gazdei și are mai multe generații pe an. Procentul de parazitare este de 40—60%. Familia *Trichogrammatidae* cuprinde paraziți oofagi cu rol deosebit în combaterea biologică. *Trichogramma evanescens* Westw. parazitează peste 200 specii de insecte, îndeosebi lepidoptere dăunătoare. Numărul de generații anuale este foarte mare, variind în funcție de temperatură, durata unei generații fiind 8—10 zile. Potențialul de infestare variază între 40—90%. În cadrul acestei specii se cunosc o serie de rase biologice cu diferite plasticități ecologice și capacități de parazitare ca : *noctuidis*, care parazitează ouăle noctuidelor 90%, — *pieridis*, ouăle de *Pieris brassicae* L. și *P. rapae* L. (95%). *Trichogramma embryophagum* Htg. se dezvoltă în ouă de *Laspeyresia pomonella* L., *Grapholita funebrana* Tr., *Rhyacionia buoliana* Schiff., iar *T. cacoeciae* Marsh. în ouă de *Cacoecia rosana* L., *Orgyia antiqua* L., *Malacosoma neustria* L., *Arctia caja* L. etc.

Ordinul *Diptera*. Familia *Tachinidae* : este cea mai bogată în paraziți cu importanță economică. *Compsilura concinnata* Meig., specie polifagă, se dezvoltă în crisalide de *Pieris brassicae* L., *P. napi* L., *P. rapae* L., *Autographa gamma* L., *Orgyia antiqua* L., *Euproctis chrysorrhoea* L., *Stilpnotia salicis* L., *Lymantria dispar* L., *L. monacha* L., *Malacosoma neustria* L., iar *Drina inconspiqua* Meig. în cele de *Hyphantria cunea* Drury. *Exorista larvarum* L. parazitează larve de *Loxostege sticticalis* L., *Zygaena filipendulae* L., *Pieris brassicae* L. etc., în procente ce trec de 80%. *Phryxe vulgaris* Fall. se dezvoltă în *Zygaena filipendulae* L., *Pieris brassicae* L. etc. *Blondelia nigripes* Fall. limitează larvele de *Lymantria dispar* L., *L. monacha* L. și *Loxostege sticticalis* L., *Lydella thompsoni* Fall, larvele de *Ostrinia nubilalis* Hb., iar *Zenillia libathrix* Panz., *Dexia rustica* F. de alte lepidoptere. Familia *Sarcophagidae* cu *Sarcophaga lineata* Pall., care depune ouă sau larve pe adulți și larve de *Locusta migratoria* L., *Calliptamus italicus* L., *Dociostaurus maroccanus* L. Familia *Muscidae* cu *Muscina stabulans* Fall. și *Anthomya radiculum* L., care parazitează diferite ortoptere.

Insectele prădătoare aparțin mai multor ordine, dar numai unele au importanță practică în combaterea biologică.

Ordinul *Thysanoptera*. Familia *Aeolothripidae* cu *Aeolothrips fasciatus* L., care se hrănește cu : *Aphis gossypii* Glov., *A. crataegi* L., *A. rumicis* L., larve de cecidomiide, de *Anthonomus pomorum* L., ouă de *Sciaphobus squalidus* Gyll., de *Cicadula sexnotata* Fall., de *Habrocytus cioni* Thoms., larve și nimfe de *Limothrips denticornis* Hal., larve și adulți de *Thrips tabaci* Lind. etc.

Ordinul *Heteroptera*. Familia *Anthocoridae* : are reprezentanți care se hrănesc sugînd alte insecte (afide), printre care *Orius minutus* L., *Anthocoris nemorum* L. Familia *Reduviidae* : cuprinde specii care atacă păduchi de plante, cicade, omizi, etc., mai cunoscut fiind *Reduvius personatus* L. Din ordinul *Neuroptera* familia *Chrysopidae*, speciile *Chrysopa carnea* Steph., *Ch. septempunctata* Wesm., *Ch. perla* L., *Ch. flava* Scop., ca larve consumă afide, coccide, acarieni, ouă de insecte, contribuind astfel la limitarea lor.

Ordinul *Hymenoptera*. Familia *Formicidae* cu specia *Formica rufa* L. care în focarele de înmulțire a unor defoliatori, poate reduce pînă la jumătate populațiile acestora. Ea preferă cotari, larve și pupe de tentredinide etc. și evită insectele cu corpul puternic sclerificat sau păros.

Ordinul *Coleoptera*. Familia *Cicindelidae* cuprinde specii utile ai căror adulți sînt activi în zilele însorite, în căutarea prăzii. Larvele stau ziua în galerii și pîndesc animale mici ce trec întîmplător pe lîngă acestea, iar noaptea aleargă printre ierburi după hrană. Exemple : *Cicindela germanica* L., *C. campestris* L., *C. silvicola* Dejean. Coleopterele *Carabidae* vînează diferite omizi, insecte adulte etc. *Calosoma sycophanta* L. contribuie la reducerea numărului dăunătorului *Lymantria dispar* L. în pădurile de foioase și împreună cu ea, *Calosoma inquisitor* L. vînează omizi și ortoptere. Specii ale genului *Carabus* prezente în diferite biotopuri sînt utile prin modul de hrănire. Din familia *Staphylinidae* specia prădătoare *Aleochara bilineata* Gyll., contribuie la limitarea pontelor de *Hylemyia antiqua* (Meig.) și *Corthophila brassicae* (Wied.). În familia *Histeridae* sînt și unii dușmani naturali ai larvelor gîndacilor de scoarță, iar familia *Cleridae* dă o serie de prădători cu eficacitate mare asupra dăunătorilor lemnului. Familia *Dermestidae* cu specia *Dermestes erichsoni* Gglb., care intervine în limi-

tarea pontelor de *Lymantria dispar* L. Familia *Coccinellidae* cuprinde un număr însemnat de reprezentanți utili, care se hrănesc cu afide și coccide. Specia cea mai eficace este *Coccinella 7-punctata* L., care atît ca larvă cît și ca adult consumă afide. O singură larvă care trăiește aproximativ 3 săptămîni, poate distruge zilnic pînă la 300 indivizi. *Chilocorus bipustulatus* L. se hrănește cu coccide îndeosebi *Quadraspidiotus perniciosus Comst.* Adultul distruge într-o lună pînă la 700 exemplare, iar larva care are o viață mult mai scurtă, pînă la 350. Alți prădători : *Adonia variegata* Goeze, *Scymnus* sp. Coleopterele *Meloidae*, dintre care specii ale genurilor *Epicauta* și *Mylabris* distrug pontele lăcustelor.

Ordinul *Diptera*. Familia *Cecidomyiidae*, cu specia polifagă *Aphidoletes aphidimyza* (Rond.) frecventă în coloniile afidelor, îndeosebi de *Brevicoryne brassicae* L., *Myzus persicae* Sulz., *Cerosypha gossypi* Glov., care servesc drept hrană larvelor acesteia. Familia *Syrphidae :* se remarcă prin specii ale căror larve sînt prezente în colonii de afide cu care se hrănesc. *Lasiopticus pyrastri* L. și *Sphaerophoria scripta* L. reduc populațiile de *Brevicoryne brassicae* L. din culturile de varză, iar *Syrphus ribesii* L., *S. corollae* Fabr., *S. vitripennis* Meig., *Epistrophe balteata* Degeer sînt polifage, dezvoltîndu-se în coloniile multor afide dăunătoare. Familia *Asilidae* cuprinde reprezentanți ai căror adulți atacă un număr imens de dăunători. Ei devorează insecte timp de 30 zile (cît trăiesc în genere). Specia *Machimus annulipes* poate distruge într-o zi cel puțin 8 exemplare de *Anisoplia*, care consumă în perioada existenței aproximativ 12 grame de grîu. Alte exemple : *Asilus, Laphria, Dasypogon* etc. Familia *Chamaemyiidae* are specii ale căror larve trăiesc în diferite colonii de afide cu care se hrănesc, iar adulții consumă secrețiile dulci ale acestora. Mai importante sînt speciile : *Leucopis rufithorax* Tanas., *L. ninae* Tanas., *L. glyphinivora* Tanas.

Comparînd paraziții cu prădătorii din punct de vedere al combaterii naturale, paraziții par mai utili, deoarece sînt mai specifici pentru gazdă, se pot menține în raport favorabil cu aceasta și la densități reduse, larvele nu trebuie să-și caute hrana. Prădătorii sînt mai puțin specifici și mai greu de crescut în laborator. Cu toate acestea uneori rolul lor este foarte mare. Eficacitatea paraziților și prădătorilor depinde de următorii factori : adaptabilitatea la diferite condiții fizice ale mediului, mobilitatea și capacitatea de căutare a hranei, de înmulțire și de reglare a densității populațiilor în funcție de cea a gazdei sau prăzii, alte proprietăți legate de sincronizarea cu dezvoltarea gazdei, comportament etc. Cunoașterea faunistică a entomofagilor, dependența de gazdă, particularitățile biologice (concurență intra și interspecifică, parazitismul multiplu, hiperparazitismul, specializarea nutritivă) ca și adaptarea la mediu, au o deosebită importanță pentru stabilirea rolului acestora în combaterea dăunătorilor.

Utilizarea entomofagilor se face pe mai multe căi :

I. Metoda introducerii unor specii din regiuni situate în afara arealului lor natural și aclimatizarea în noile condiții. Începutul l-a făcut importul coccinelidului australian *Rodolia cardinalis* (Muls.) și introducerea lui în plantațiile de citrice din California pentru combaterea coccidului *Icerya purchasi Marsh.* O reușită importantă s-a dovedit și în cazul speciei *Prospaltella perniciosi* Tow. adusă din S.U.A. în Europa, unde gazda sa *Quadraspidiotus perniciosi* Comst., prezenta o amenințare pentru pomicultură. În țara noastră parazitul *Aphelinus mali* Hald. a fost adus din Franța (1923), aclimatizîndu-se treptat și reușind să țină sub control dăunătorul

Eriosoma lanigerum Hausm. În ultimii ani se experimentează în diferite regiuni din Europa combaterea gîndacului din Colorado cu ajutorul heteropterului *Perrilus bioculatus* Fabr. importat din America de Nord. Experiența cea mai bogată în această direcție au avut-o S.U.A. și Canada care au importat numeroși entomofagi din Europa.

II. Folosirea entomofagilor locali, a căror aplicare este posibilă prin cunoașterea întregului complex al biocenozei și intervenția omului, care prin lucrări agro-culturale, combateri chimice, contribuie la modificarea ei. În acest sens este necesară determinarea compoziției faunistice și gruparea pe specii dăunătoare și utile, din culturi și zone naturale, stabilirea interrelațiilor existente și complexul de entomofagi ai dăunătorilor cheie.

III. Creșterea entomofagilor în condiții de laborator. Aceasta presupune gazde polifage acceptate de un număr mare de entomofagi, medii nutritive corespunzătoare, populații de entomofagi cu densitate și vitalitate maximă, dezvoltarea continuă și în termen scurt, cheltuieli puține. O deosebită atenție se acordă selecției entomofagilor rezistenți la temperaturi scăzute, pesticide și cu capacitate de adaptare selectivă la gazde. În vederea sporirii potențialului lor biotic se procedează la introducerea repetată în crescătorii a unor stadii din natură, verificînd periodic comportarea urmașilor în condiții diferite de mediu. Mărirea vitalității include hrănirea suplimentară a speciilor alese pentru creștere, cu sirop de zahăr sau miere 20%, ori cu polenul unor plante nectarifere. Pentru prevenirea infestării lor cu hiperparaziți, virusuri, bacterii, ciuperci entomopatogene, a instalării unor dăunători de depozite, predominării masculilor, canibalismul, se fac schimbări de substrat nutritiv, gazde și entomofagi. În creșterile experimentale se folosesc gazde naturale sau artificiale (ouă de *Sitotroga cerealella* Oliv., *Anagasta (Ephestia) kühniella* Zell., larve de *Galleria mellonella* L. etc.). Ca substrat nutritiv pentru gazde pot fi : boabe de orz, grîu, porumb, cartofi, dovleci, pepeni ; medii nutritive sintetice și semisintetice formate dintr-un amestec de fulgi de ovăz, glicerină, miere pentru *Galleria mellonella* L. ; aminoacizi, amide, vitamine, zaharoză, săruri minerale, apă distilată pentru *Aphis craccivora* Koch., *A. gossypii* Galb., *Acyrthosiphon pisum* Harr. ; tablete Vita-Apinol dezhidratate etc. În ultima vreme s-au obținut medii și pentru entomofagi. Astfel s-au realizat ouă din ceară și rășină umplute cu hemolimfă extrasă din corpul larvelor de *Heliothis zea* Bood., care atrag ovipozitarea parazitului *Trichogramma pretiosum* Riley. Pentru *Itoplectis conquisitor* Say, s-a izolat un polipeptid din hemolimfă de *Galleria mellonella* L., iar pentru talinidul *Archytas marmoratus* Town. o proteină din hemolimfa larvelor, crisalidelor, adulților proaspăt eclozați de *Heliothis virescens* F. și alte noctuide.

Creșterea entomofagilor se efectuează în camere climatizate cu temperatură, umiditate, lumină, controlabile, insectarii, instalații frigorifice care asigură păstrarea materialului biologic și laboratoare speciale destinate controlului calității producției obținute (tab. VI.1).

În țara noastră s-au realizat studii aprofundate privind faunistica, biologia, zoogeografia principalelor grupe de entomofagi, în funcție de gazdele lor, pe baza cărora s-au elaborat unele tehnologii de creștere în condiții experimentale *(Trichogramma, Encarsia, Prospaltella, Aphytis, Aphidius matricariae* Hal., *Chilocorus bipustulatus* L.*)* și protejarea în natură.

Lansarea entomofagilor include totalitatea măsurilor prin care aceștia sînt dispersați din înmulțitoarele de laborator în culturi, pentru a limita

Tabelul VI.1

Entomofagii care se obțin prin creșteri în laborator

PARAZIȚI

Denumirea speciei	Mediu nutritiv	Dăunătorul care se combate
Trichogramma sp.	ouă de *Sitotroga cerealella*, *Anagasta (Ephestia) kühniella*	Lepidoptere dăunătoare
Prospaltella perniciosi Tow	dovleci infestați de *Quadraspidiotus perniciosi*	*Quadraspidiotus perniciosi*
Aphytis proclia Wal.	" "	" "
Pseudaphycus malinus Gah.	coccide	*Pseudococcus comstoki*
Encarsia formosa Gah.	larve și puparii de *Trialeurodes vaporariorum*	*Trialeurodes vaporariorum*
Spalangia cameroni Perk.	Diptere sinantrope	Diptere Sinantrope
Spalangia endius Walk.	" "	" "
Trissolcus grandis Thoms.	ouă de *Aelia acuminata*, *Dolycoris baccarum*, *Graphosoma italica*, *G. semipunctata*	*Eurygaster* sp.
Telenomus chloropus Thoms.	" "	" "
Macrocentrus ancylivorus Roh.	tuberculi de cartofi infestați cu larve de *Phtorimea operculella*	*Grapholita molesta*
Opius concolor Szepl.	larve de *Ceratitis capitata*	Muștele măslinilor din bazinul mediteranean
Aphidius matricariae Hal.	*Myzus persicae*	*Myzus persicae*
Lixophaga diatraeae Town.	larve de *Galleria mellonella*	*Dietraea saccharalis* în plantații de trestie de zahăr
PRĂDĂTORI		
Perrilus bioculatus Fabr.	ouă și larve de *Leptinotarsa decemlineata*	*Leptinotarsa decemlineata*
Chrysopa carnea Steph. *Chrysopa septempunctata* Wesm.	ouă de *Sitotroga cerealella*, *Leptinotarsa decemlineata*	afide, coccide, musculița albă de seră
Coccinella 7-punctata L.	afide	afide
C. convergens Guér-Men.	"	"
Hippodamia variegata L.	"	"
Criptolaemus monthouzieri Muls.	coccide și afide	coccide și afide
Rodolia cardinalis Muls.	" "	*Iceryia purchasi*
Chilocorus bipustulatus L.	coccide	*Quadraspidiotus perniciosi*
C. semipustulatus Scriba.	"	"
Aphidoletes aphidimyza Rond.	afide	afide

dăunătorii, ținîndu-i sub pragul economic de dăunare. Această acțiune se efectuează *inundativ*, pe toată suprafața infestată de dăunători, urmărind distrugerea lor în termen scurt. În acest caz se face însă o risipă de entomofagi care nu mai au posibilitatea de a se înmulți. O altă cale este *colonizarea sezonieră* pe suprafețe concentrate, în funcție de apariția stadiilor vulnerabile ale dăunătorilor, ceea ce permite în timp și spațiu migrarea lor în alte biotopuri vecine. Procesul de lansare trebuie să aibă la bază selecția speciilor entomofage pentru un anumit dăunător și cultură, numărul și punctul de lansare, timpul, suprafața terenului, condiții climatice și cunoașterea biologiei și densității dăunătorului. Lucrările de lansare trebuiesc completate cu protecția și conservarea entomofagilor în natură. Astfel, însămînțarea plantelor nectarifere (facelia, muștarul alb, mărarul, morcovul) intercalate în livezi și culturi, asigură hrănirea suplimentară a adulților. Pulverizarea cu soluții nutritive (amestec de drojdii și zahăr) determină aglomerarea lor pe plantele stropite. Numeroase cercetări au arătat că, păstrarea habitatelor naturale cu : umbelifere, compozite, vegetație ierboasă, arbuști și rezervațiile naturale creează locuri favorabile de adăpost, hrană și reproducere. De pe aceste plante, o serie de specii migrează în culturi și păduri în căutarea gazdelor. Raționalizarea metodei chimice, aplicarea insecticidelor de origine vegetală, a biopreparatelor, feromonilor, o agrotehnică de calitate, protejează entomofagii într-o măsură satisfăcătoare.

Utilizarea entomofagilor și a altor organisme folositoare au o deosebită importanță în combaterea biologică a dăunătorilor. Astăzi, această metodă cu caracter prioritar se aplică în sistemul integrat de combatere, care ține seama de întreg complexul de organisme și interrelațiile dintre acestea și care armonizează mijloacele fizice, agrotehnice, rezistența genetică a soiurilor de plante, aplicarea de pesticide selective etc

VII. DĂUNĂTORII ANIMALI ȘI COMBATEREA LOR INTEGRATĂ

Omul a modificat ireversibil ecosistemele naturale, înlocuind bogata și variata vegetație inițială, printr-un număr mic de specii, în conformitate cu interesele sale, fără a cunoaște sau ignorînd consecințele viitoare ale acestor transformări. Aceasta a dus la scăderea diversității, simplificarea rețelelor trofice, scăderea gradului de organizare și a posibilităților de autocontrol în biocenozele din ecosistemele amenajate. În consecință, s-a accentuat instabilitatea acestora, a scăzut eficiența în captarea și utilizarea energiei, s-a diminuat rezistența lor față de diferiți factori de dezorganizare. Presiunea demografică continuă, necesitatea lichidării subnutriției și malnutriției, au impus o luptă permanentă pentru sporirea producției, astfel că agricultura, inițial rudimentară, extensivă, a devenit ulterior mecanizată și chimizată.

Dezechilibrele ecologice apărute ca rezultat al modificării ecosistemelor naturale, au făcut ca o serie de organisme (bacterii, ciuperci, nevertebrate, vertebrate, buruieni) să producă mari prejudicii culturilor agricole, pădurilor, produselor depozitate afectînd astfel interesele omului. Dăunătorii animali aparțin următoarelor încrengături : *Nemathelminthes* (clasa *Nematoda*), *Mollusca* (clasa *Gasteropoda*), *Arthropoda* (clasele *Arachnida, Crustacea, Myriapoda, Insecta*) și *Vertebrata* (clasele *Aves* și *Mammalia*).

Dintre *nematodele* parazite la plante, din ordinele *Tylenchida* și *Dorylaimida*, mai importante sînt : *Meloidogyne incognita*, care atacă peste 1 500 plante, *M. javanica* cu peste 700 gazde, *M. hapla* cu 550, *Heterodera schachti, H. rostochiensis, H. oryzae, H. avenae, Rodopholus similis* cu 250 de gazde, *Anguina tritici, Dytilenchus radicicola, D. dipsaci, Hirschmaniella oryzae, Pratylenchus zeae, P. coffeae, P. brachyurus* etc.

Din încrengătura *Mollusca* pot produce uneori pagube, gasteropode din familiile *Viviparidae (Viviparus viviparus, V. acerosus), Lymnaeidae (Lymnaea stagnalis, L. palustris), Planorbidae (Planorbis albus, P. corneus), Arionidae (Arion subfuscus, A. hortensis), Helicidae (Helix pomatia, H. candicans), Limacidae (Limax maximus, L. flavus, Deroceras reticulatus, D. agrestis)* etc.

Din clasa *Arachnida* numai ordinul *Acari* cuprinde specii care produc daune plantelor cultivate, produselor vegetale și animale depozitate. Cele mai importante specii aparțin subordinelor *Trombidiformes (Tetranychus urticae, T. cinnabarinus, Eriophyes vitis, E. pyri, Tarsonemus pallidus, Polyphagotarsonemus latus* etc.) și *Sarcoptiformes (Acarus siro, Tyrophagus putrescentiae, Glycyphagus domesticus* etc.).

Mai puțin importante ca număr de specii și daune produse sînt clasele *Crustacea* (*Triops concriformis, Daphnia gigas, Oniscus asellus, Porcelio scaber, Armadillidium vulgare* etc.) și *Myriapoda* (*Scutigerella immaculata, Polydesmus complanatus, Blaniulus guttulatus* etc.).

Clasa *Insecta* prezintă o deosebită importanță pentru economia umană. Dintre ordinele de insecte care includ reprezentanți deosebit de periculoși menționăm : *Orthoptera, Bllattaria, Thysanoptera, Heteroptera, Homoptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera.* Cele mai mari daune le produc speciile de *Eurygaster, Agriotes, Anisoplia, Oulema* precum și *Schizaphis graminum, Sitobion avenae, Haplothrips tritici, Zabrus tenebrioides, Cephus pygmaeus, Scotia segetum, Maytiola destructor, Oscinis frit, Chlorops pumilionis,* etc. la cereale păioase ; *Tanymecus dilaticollis, Ostrinia nubilalis, Scotia segetum, Rhopalosiphum maydis* etc. la porumb ; *Acyrthosiphon pisum, Bruchus pisorum, Mamestra pisi, Laspeyresia nigricana, Contarinia pisi* etc. la mazăre ; *Phytodecta fornicata, Subcoccinella 24-punctata, Otiorrhynchus ligustici, Bruchophagus gibbus, Semiothisa clathrata, Contarinia medicaginis,* specii de *Sitona, Apion, Hypera* la lucernă și trifoi ; *Leptinotarsa decemlineata* la cartof, *Aphis fabae, Bothynoderes punctiventris, Gnorimoschema ocelatella,* specii de *Chaetocnema, Cassida* etc. la sfeclă ; *Homoeosoma nebulella, Opatrum sabulosum* etc. la floarea-soarelui ; *Meligethes aeneus, Entomoscelis adonidis, Athalia rosae* la rapiță ; *Gryllotalpa gryllotalpa, Brevicoryne brassicae, Myzus persicae, Pieris brassicae, Mamestra brassicae, Delia antiqua, D. brassicae,* specii de *Ceutorrhynchus, Baris, Phyllotreta* la legume ; *Trialeurodes vaporariorum, Myzus persicae, Cerosipha gossypii, Pseudococcus adonidum, Planococcus citri, Lecanium hesperidum, Saissetia haemisphaerica, Aspidiotus hederae,* etc. în sere floricole și de culturi succesive ; *Phylloxera vastatrix, Pulvinaria vitis, Lethrus apterus, Anomala solida, Byctiscus betulae, Vespa germanica, Sparganothis pilleriana, Lobesia botrana, Eupoecilia ambiguella* etc. la vița de vie ; *Quadraspidiotus perniciosus, Parthenolecanium corni, Psylla mali, Eriosoma lanigerum, Aphis pomi, Myzus cerasi, M. persicae, Hyalopterus pruni, Anthonomus pomorum, Cossus cossus, Zeuzera pyrina, Yponomeuta malinella, Anarsia lineatella, Grapholita molesta, Laspeyresia pomonella, Aporia crataegi, Rhagoletis cerasi* etc. la pomi fructiferi ; *Melolontha melolontha, Lytta vesicatoria, Cerambyx cerdo, Scolytus scolytus, Hylesinus fraxini, Tortrix viridana, Lymantria dispar, Malacosoma neustria, Leucoma salicis, Hyphantria cunea, Thaumaetopoea processionea* etc. în păduri de foioase ; *Ips typographus, I. amitinus, Pityogenes chalcographus, Pityokteines curvidens, Rhyacionia buoliana, Laspeyresia strobilella, Lymantria monacha* etc. în păduri de conifere ; *Acanthoscelides obtectus, Sitophilus granarius, S. oryzae, Tribolium madens, T. castaneum, Tenebrio molitor, Stegobium paniceum, Oryzaephilus surinamensis, Sitotroga cerealella, Plodia interpunctella, Anagasta kuhniella* etc. în depozite ; *Blatta orientalis, Blattela germanica, Dermestes lardarius, D. maculatus, Attagenus* etc. în locuințe.

Dintre speciile de *păsări* care produc o serie de daune hrănindu-se cu boabele semănate sau din spice, plantule tinere, știuleți sau calatidii de floarea-soarelui, cireșe, struguri, nuci etc. menționăm pe : *Corvus frugilegus, C. cornix, C. corone, C. monedula, Turdus merula, Sturnus vulgaris, Passer domesticus, P. montanus, Columba livia domestica, Phaseanus colchicus, Anser anser, A. albifrons, A. fabialis* etc.

Speciile de *mamifere* dăunătoare aparțin îndeosebi ordinelor *Rodentia* și *Lagomorpha* și produc daune atît în cîmp consumînd boabe din spice, tuberculi, tulpini suculente și adunînd rezerve pentru iarnă, rozînd scoarța pomilor din pepiniere sau plantații tinere cît și la locurile de depozitare

a diferitelor produse alimentare. Dintre speciile cele mai păgubitoare menționăm : *Rattus norvegicus, R. rattus, Mus musculus, Apodemus agrarius, A. sylvaticus* din familia *Muridae ; Cricetus cricetus* din familia *Cricetidae ; Citellus citellus* dintre *Sciuride ; Microtus arvalis, Arvicola terrestris* dintre *Microtidae ; Lepus europaeus* și *Oryctolagus cuniculus* din familia *Leporidae.*

Rezultatul acțiunii agresive a dăunătorilor poartă numele de *daună* și poate afecta atît organele vegetative (frunze, tulpini, rădăcini) cît și cele generative (butoni florali, flori, fructe, semințe). Pot fi daune directe ce apar ca rezultat al hrănirii și indirecte, în urma altor activități ale dăunătorilor.

Daune directe pot fi : roaderea parțială sau totală a limbului foliar (*Leptinotarsa decemlineata,* larve de lepidoptere, de tentredinide etc.) ; perforații în frunze prin roaderea limbului foliar între nervuri *(Mamestra brassicae, Pieris brassicae, gasteropode) ;* ciuruirea frunzelor care prezintă numeroase orificii mici *(Phyllotreta, Aphthona, Chaetocnema) ;* galerii în frunze (mine) prin roaderea parenchimului între cele două epiderme (lepidoptere *Tischeriidae, Coleophoridae, Lithocoletidae, diptere Agromyzidae) ;* răsucirea frunzelor (lepidoptere *Tortricidae ;* curculionidele *Attelabus, Byctiscus) ;* roaderea organelor florale *(Epicometis hirta, Anthonomus pomorum) ;* hipertrofieri — gale, nodozități — ale țesuturilor florilor, frunzelor, ramurilor, tulpinilor, rădăcinilor *(Meloidogyne, Anguina tritici, Phylloxeridae, Pemphigidae, Adelgidae, Cynipidae, Cecidomyiidae* etc.) ; bășicări ale frunzelor prin hipertrofierea celulelor *(Eriophyes vitis) ;* răsuciri sau deformări — pseudocecidii — ale frunzelor *(Aphididae) ;* galerii în fructe sau semințe *(Bruchus pisorum, Acanthoscelides obtectus, Sitophilus granarius, S. oryzae, Laspeyresia pomonella, Homoeosoma nebulella, Sitotroga cerealella),* între scoarță și lemn *(Scolytidae, Buprestidae),* în ramuri sau tulpini *(Cephus pygmaeus, Siricidae, Cerambycidae, Cossus cossus, Zeuzera pyrina, Ostrinia nubilalis* etc.), în rădăcini, bulbi, tuberculi *(Gryllotalpa gryllotalpa, Leptinotarsa decemlineata) ;* înțepături urmate de decolorări, necrozări produse de insecte cu aparat bucal pentru înțepat și supt *(Thysanoptera, Aphididae, Aleurodidae, Psyllidae, Cicadellidae, Coccidae, Heteroptera) ;* detașarea unor părți din plante (petale, frunze, semințe, spice, lăstari, tuberculi etc.) și utilizarea lor ca rezervă pentru hrană *(Lethrus apterus, Megachile centuncularis, Cricetus cricetus, Microtus arvalis, Arvicola terestris* etc.).

Daunele indirecte pot avea diferite cauze : depunerea ouălor în țesuturile plantelor (*Cicadellidae, Saperda populnea* etc.) ; acoperirea diferitelor organe ale plantelor sau produselor depozitate cu dejecții, exuvii *(Aphididae, Psyllidae, Tingididae,* dăunători din depozite) ; ruperea rădăcinilor prin săpare de galerii subterane *(Gryllotalpa gryllotalpa) ;* introducerea în timpul hrănirii a unor substanțe toxice ce produc modificări biochimice *(Eurygaster) ;* vehicularea unor agenți patogeni ai plantelor *(Cicadelide, Aphididae, Heteroptera, Thysanoptera* etc.) sau omului *(Mus musculus, Rattus norvegicus* etc.).

Problema protecției plantelor împotriva atacului dăunătorilor a preocupat pe oameni din cele mai vechi timpuri, în categoria de dăunători, din punct de vedere antropocentric fiind cuprinse toate organismele care afectează direct sau indirect interesele omului. În combatere s-au folosit

diferite metode, începînd cu cele mecanice, agrofitotehnice, pînă la costisitoarele metode chimice, de care se abuzează în ultimii ani. Substanțele chimice utilizate pentru distrugerea dăunătorilor, numite *pesticide* (de la *engl. pest* = dăunător) pot fi : insecticide, acaricide, limacide, nematocide, raticide, fungicide, după categoriile de dăunători împotriva cărora acționează. Deși utilizarea lor a dus la înzecirea producției agricole pe unitatea de suprafață, ele prezintă și mari neajunsuri, avînd acțiune negativă atît asupra mediului înconjurător cît și asupra omului. Asupra mediului ele au efecte *demoecologice* (provoacă diminuarea efectivelor populațiilor diferitelor organisme, prin toxicitate imediată sau concentrare în lungul lanțurilor trofice) și *biocenotice* (perturbă echilibrul biologic din natură, fie reducînd efectivul unor populații prin diminuarea hranei lor, fie permițînd altora să se înmulțească exploziv, datorită distrugerii dușmanilor lor naturali sau a concurenților). Asupra omului acționează și prin intoxicații acute, dar cel mai mare pericol îl prezintă intoxicațiile cronice care se datoresc concentrării și acumulării pesticidelor în organismul uman pînă la valori periculoase, mult superioare celor din produsele alimentare contaminate. Fenomenul se explică prin concentrarea toxicelor respective în lungul unor lanțuri trofice în vîrful cărora se află omul, precum și prin imposibilitatea organismelor de a excreta sau metaboliza aceste substanțe.

Toate acestea au făcut ca întregul sistem de combatere să fie reconsiderat, și sub numele de „*combatere* sau *luptă integrată*“ să urmărească prin metode nepoluante, reglarea raporturilor dintre organismele dăunătoare și cele utile, în favoarea celor din urmă. Pentru aceasta, lupta integrată combină și integrează armonios factorii controlului natural (dușmanii naturali, hrana, competiția inter- și intraspecifică, factorii fizici și chimici) cu tratamentele chimice, în așa fel încît acestea să afecteze cît mai puțin controlul prin dușmani naturali (paraziți, prădători, patogeni). După definiția dată de F.A.O. în 1967 „*combaterea integrată* reprezintă un sistem de reglare a populațiilor de dăunători, care ținînd seama de particularitățile mediului și de dinamica populațiilor luate în considerare, utilizează tehnici și metode adecvate, într-un mod cît se poate de compatibil, pentru a menține dăunătorul la un nivel la care să nu producă pagube economice“. În cadrul luptei integrate sînt cuprinse metode de combatere : biologice, culturale, mecanice, fizice și chimice.

I. **Lupta biologică,** după definiția propusă de Organizația internațională de luptă biologică împotriva animalelor și plantelor dăunătoare, reprezintă „utilizarea organismelor vii sau a produselor lor, pentru prevenirea sau reducerea pierderilor sau daunelor produse de organismele dăunătoare“. Lupta biologică include astfel folosirea microorganismelor patogene, a zoofagilor, lupta autocidă (genetică) și cea hormonală.

1. *Microorganismele patogene* sînt reprezentate prin : virusuri, bacterii, ciuperci și protozoare.

a) Se cunosc peste 450 de virusuri entomopatogene, majoritatea izolate din lepidoptere. Unele dintre acestea declanșează adesea în natură epizootii, producînd poliedroze nucleare și granuloze, ducînd la stingerea focarelor de atac produse de unii dăunători ca : *Lymantria dispar, Malacosoma neustria, Hyphantria cunea, Euproctis chrysorrhoea.* Printre cele mai răspîndite virusuri menționăm : *Baculovirus, Iridovirus, Densovirus, Reovirus, Vesiculovirus.* S-au realizat o serie de preparate virale (Bio-

trol-VHZ, Biotrol-VSE, Virex-R, Polyvirocide, Heliothis virus, Trichoplusia virus, Neodiprion virus, în S.U.A. ; Virin ENS în U.R.S.S. etc.) care se utilizează în schemele de combatere integrată, singure sau combinate cu preparate bacteriene, fungice și doze reduse de insecticide. Aceste preparate nu sînt toxice pentru om și celelalte vertebrate, pentru insectele entomofage, au specificitate ridicată, se acumulează în biocenoză și se transmit de la o generație la alta ; de asemenea nu poluează mediul.

b) Dintre bacteriile patogene peste 200 specii contribuie la limitarea populațiilor de insecte, producînd boli numite „bacterioze". Mai importante sînt speciile genurilor : *Bacillus, Streptoccocus, Staphylococcus, Micrococcus, Pseudomonas, Enterobacter, Clostridium,* etc. Insecticidele bacteriene au ca principiu activ fie bacteriile respective, fie spori viabili, cristale proteice, endotoxine. La baza elaborării tehnologiilor de producere a acestor insecticide au stat speciile : *Bacillus thuringiensis, B. popilliae, B. lentimorbus*. Rezultate bune s-au obținut cu *B. thuringiensis* care prezintă numeroase varietăți *(galleriae, anagasta, entomocidus, subtoxicus, thompsoni, pacificus, dendrolimus, berliner* etc.), cu patogenitate și spectru de acțiune diferite. Pe bază de *B. thuringiensis* s-au realizat pe scară industrială preparatele : Dipel, Thuricide 90 T, Biotrol BTH 183, Bachtane L 90, Agritol în S.U.A. ; Bactospeine, Sporeine în Franța ; Entobacterin 3, Dendrobacilin în U.R.S.S. ; Bathurin în Cehoslovacia ; Biospor în R.F.G. ; Thuringin 150 M, Thurintox în România. Acestea pot fi folosite singure sau în amestec cu produse hormonale, feromonale, substanțe sterilizante, insecticide selective sau alternativ cu entomofagi. Sînt compatibile cu majoritatea insecticidelor și fungicidelor putînd fi utilizate în schemele de luptă integrată.

c) Dintre ciuperci, peste 530 de specii sînt entomopatogene. Pentru combaterea biologică au importanță specii de *Beauveria, Entomophthora, Aschersonia, Aspergillus, Metarrhizium, Spicaria, Sorosporella, Streptomyces* etc. Cele mai bune rezultate s-au obținut cu *Beauveria bassiana* care parazitează peste 170 de specii de insecte. Dintre preparatele elaborate pe bază de ciuperci menționăm : Beauveria spores în S.U.A. ; Boverin, Entomoftorin în U.R.S.S. ; Mitecidin în Japonia ; Muscardin 45 M în România etc.

d) *Protozoarele entomopatogene* sînt numeroase și aparțin claselor : *Flagellata, Sporozoa, Ciliophora* și *Amoebosporidia*. Realizarea de preparate pe bază de protozoare ridică o serie de probleme legate de producerea, conservarea și gradul redus de virulență al acestora.

2. Ca *zoofagi* (paraziți și prădători), factori biotici de cea mai mare importanță în reducerea populațiilor de dăunători, se cunosc multe grupe de animale nevertebrate (nematode, aranee, acarieni, miriapode, insecte) și vertebrate (pești, amfibieni, reptile, păsări, mamifere). Dintre acestea, ponderea cea mai mare prin număr de specii și acțiunea limitativă o au insectele, la care peste 230 de familii din 20 de ordine au reprezentanți entomofagi.

3. *Lupta autocidă sau genetică* are la bază atît principiul incompatibilității genetice cît și utilizarea efectelor sterilizante ale radiațiilor ionizante (raze x, gamma) sau ale unor substanțe chimice. Sterilizarea masculilor și lansarea lor în populațiile din natură, utilizată inițial (1955—1956) împotriva dipterului *Cochliomyia (Callitroga) hominivorax*, care produ-

cea mari pierderi la bovine în S.U.A., a dat bune rezultate și la alte insecte : *Laspeyresia pomonella, Delia antiqua, Ostrinia nubilalis, Heliothis armigera, Hyphantria cunea, Lobesia botrana, Ceratitis capitata* etc. Regresia unei populații de dăunători se poate obține și prin utilizarea diferitelor manipulări genetice ce se referă la incompatibilitatea dintre rase, sterilitatea hibrizilor, utilizarea genelor letale și crearea de gene defavorabile. Factorii letali și sterilizanți sînt încorporați în populațiile dăunătorilor pentru a le diminua efectivele.

4. *Lupta hormonală* se bazează pe folosirea unor analogi (substanțe chimice de sinteză) ai hormonilor și feromonilor sexuali. *Hormonii juvenili* secretați de corpora allata și *ecdisonii* secretați de glandele protoracice sînt endohormoni care reglează creșterea și dezvoltarea insectelor. Analogi ai hormonilor juvenili, sintetizați în țara noastră, denumiți codificat JTC, JTN, JA, fac ca metamorfoza să nu se mai efectueze normal ducînd la moartea insectelor. Feromonii sexuali (atractanți sexuali), sînt exohormoni secretați de femelă, cu rol în întîlnirea sexelor și comportamentul sexual. În țara noastră, s-au sintetizat : Atramol pentru *Grapholita molesta,* Atrafun pentru *G. funebrana,* Atrapom pentru *Laspeyresia pomonella,* Atralin pentru *Anarsia lineatella,* iar pentru combaterea cu doze mărite, Carbamol pentru *Grapholita molesta* și Carbafun pentru *G. funebrana.* Analogi de feromoni sexuali se utilizează în avertizarea momentelor optime pentru aplicarea tratamentelor, stabilirea ariei de răspîndire, supravegherea nivelului populațiilor precum și în combatere prin dezorientarea masculilor. Feromonii au mare specificitate, sînt detectați în diluție extrem de mică și de la o distanță de cîțiva kilometri.

II. **Metodele culturale sau agrofitotehnice,** printre cele mai vechi metode utilizate în protecția plantelor, urmăresc crearea de condiții optime de viață pentru plante și nefavorabile pentru dezvoltarea și înmulțirea dăunătorilor. *Alegerea terenului* are importanță în limitarea înmulțirii dăunătorilor, prin utilizarea unor terenuri nefavorabile dezvoltării speciilor care manifestă o anumită preferință în ceea ce privește structura și natura solului (speciile de *Agriotes* preferă terenurile ușor acide și cu umiditate excesivă, *Phylloxera* pe cele grele, luto-argiloase). *Asolamentul* este favorabil plantelor, prin succesiunea culturilor în timp și spațiu și rotația cu plante amelioratoare (lucernă, trifoi, sparcetă, mazăre) și nefavorabil dăunătorilor. Se obțin rezultate bune, împotriva nematodului sfeclei *Heterodera schachti,* a unor dăunători ai grîului *(Zabrus tenebrioides, Oscinis frit, Mayetiola destructor,* a viermilor sîrmă etc.), prin alternarea culturilor susceptibile la atacul lor, cu altele care nu le oferă condiții bune. *Lucrările solului* (aratul, grăparea, discuirea, lucrarea cu cultivatorul), duc la distrugerea dăunătorilor, atît prin acțiunea pieselor active cît și prin îngroparea lor sub brazdă, prin scoaterea la suprafață și expunerea la acțiunea factorilor abiotici și biotici, cît și prin distrugerea buruienilor și a samulastrei pe care dăunătorii își continuă dezvoltarea. *Aplicarea rațională a îngrășămintelor,* pe lîngă rolul pozitiv asupra plantelor, are și o influență negativă asupra dăunătorilor. Astfel azotatul de amoniu produce o mortalitate ridicată la viermii sîrmă, superfosfatul la limacide, nematode. De asemenea, prin amendare cu var se neutralizează solurile podzolice, acide, preferate de unele insecte (viermi sîrmă). *Folosirea de specii, soiuri și hibrizi rezistenți* poate fi considerată

metoda ideală de evitare a atacului dăunătorilor. Rezistența depinde atît de ereditatea plantei, de vîrsta și starea ei, precum și de alți factori, ca agresivitatea dăunătorului, agrotehnica aplicată, temperatură, umiditate, reacția solului etc. *Stabilirea epocii de semănat,* se face pentru fiecare zonă pedoclimatică, în raport cu ciclul biologic al dăunătorilor și faza critică a plantei. Este bine ca răsărirea plantelor să nu aibă loc odată cu apariția în masă a dăunătorilor. La cerealele de toamnă, se evită atacul de *Mayetiola destructor, Oscinis frit,* dacă răsărirea are loc după ce acestea și-au depus ouăle pe graminee spontane. Dacă sînt semănate devreme, porumbul scapă de atacul produs de *Tanymecus dilaticollis,* sfecla de cel de *Bothynoderes punctiventris,* mazărea de cel de *Bruchus pisorum, Laspeyresia, Sitona. Calitatea semințelor* trebuie îmbunătățită prin curățire, sortare, eliminarea celor ce conțin dăunători precum și a semințelor de buruieni. Prin folosirea de semințe și material săditor sănătos și prin măsuri de carantină se împiedică permanentizarea atacului și răspîndirea dăunătorilor. *Recoltarea la timp și igiena culturală* au o mare importanță. Astfel, la cereale, strîngerea la timp a recoltei împiedică scuturarea boabelor și formarea samulastrei pe care se dezvoltă o serie de dăunători, diminuînd și pagubele produse de speciile de *Anisoplia* și rozătoare. În cazul unor dăunători ce fac galerii în tulpini de porumb, cînepă, floarea-soarelui *(Ostrinia nubilalis)* sau grîu *(Cephus pygmaeus),* trebuie ca plantele să fie tăiate cît mai jos pentru a împiedica rămînerea insectelor în cîmp la iernat. Pentru diminuarea atacului unor dăunători este importantă și întreținerea culturilor curate de buruieni (prin plivit, prășit) deoarece acestea pe lîngă că iau plantelor o parte din hrană, apă, lumină, căldură, contribuie la permanentizarea atacului servind drept sursă de hrană pentru dăunători.

III. **Metodele mecanice** se referă la adunarea insectelor prin diferite procedee și distrugerea lor. *Aparate pentru adunat insecte* (Buh-Mayer, Tarnavschi, Boguleanu etc.) purtate manual, hipotractate sau cu tracțiune mecanică, se pot folosi pentru *Phytodecta fornicata* și *Subcoccinella 24-punctata* din lucerniere, *Eurygaster, Oulema, Anisoplia* din cultura de grîu etc. *Șanțurile capcană* se utilizează împotriva dăunătorilor ce se deplasează pe sol *(Bothynoderes punctiventris, Margaritia sticticalis* etc.) și au scopul de a împiedica pătrunderea acestora în culturi. *Brîiele capcană și inelele cu clei,* folosite în pomicultură, confecționate din carton ondulat, pînză de sac, respectiv o substanță adezivă, dispuse pe tulpină la 80—100 cm distanță de sol, permit capturarea și distrugerea unor insecte (*Laspeyresia pomonella, Anthonomus pomorum* care coboară pentru împupare sau iernare, *Operophtera brumata* și *Erannis defoliaria* care urcă pentru depunerea ouălor). *Distrugerea cuiburilor de omizi,* se practică toamna tîrziu sau primăvara devreme, la speciile care iernează în coroana pomilor ca larve în primele stadii, în cuiburi confecționate din frunze și fire de mătase *(Aporia crataegi, Euproctis chrysorrhoea). Scuturarea pomilor,* dimineața devreme, pe prelate, se poate utiliza pentru distrugerea unor dăunători ca : *Anthonomus pomorum, Rhynchites bacchus, Melolontha melolontha* etc. *Momelile* cu hrană în amestec cu insecticide, limacide, raticide sau momelile cu substanțe chimice volatile, se utilizează în combaterea unor insecte, gasteropode, rozătoare.

IV. **Metodele fizice** presupun utilizarea unor factori fizici : temperatură, lumină, ultrasunete, radiații ionizante. Pentru distrugerea dăunătorilor din depozite pot fi utilizate *temperaturile ridicate* (+55° pentru *Sitophilus granarius, Acanthoscelides abtectus, Sitotroga cerealella, Plodia interpunctella*) sau scăzute (—10° pentru *Acanthoscelides*) iar cu vapori supraîncălziți este dezinfectat solul din sere și răsadnițe. *Lumina* emisă de lămpi cu acetilenă, becuri electrice etc., poate fi utilizată în capcane luminoase, pentru atragerea unor lepidoptere *(Noctuidae, Tortricidae)* sau coleoptere *(Scarabaeidae)* și distrugerea lor cu insecticide. *Pulberile deshidratante* (silicagel, magnezie calcinat˘) amestecate cu produse vegetale, pot fi utilizate pentru distrugerea prin deshidratarea corpului, la unii dăunători din depozite *(Sitophylus granarius, S. oryzae* etc.). *Utilizarea ultrasunetelor* se bazează pe înregistrarea sunetelor emise de unele insecte și difuzarea lor amplificată, în scopul concentrării în anumite locuri și distrugerii. *Radiațiile ionizante* se utilizează pentru sterilizarea masculilor în cadrul luptei autocide, precum și pentru distrugerea unor dăunători ai produselor depozitate.

V. **Metodele chimice** în cadrul luptei integrate trebuie folosite numai în cazurile în care presiunea mediului prin factorii de control natural este insuficientă sau cînd alte metode de combatere n-au dat rezultate, dar cu condiția respectării unor indicații. Tratamentele trebuiesc făcute în momentele cînd eficiența lor asupra dăunătorilor este maximă, iar acțiunea negativă asupra faunei utile este minimă. Se vor utiliza produse netoxice sau cu o toxicitate redusă pentru om, animale domestice, faună utilă. Trebuie să se țină cont de faptul că toxicitatea pesticidelor depinde nu numai de compoziția lor chimică ci și de proporția de substanță activă, cantitatea utilizată la hectar, frecvența utilizării și metodele de aplicare în combatere. Se vor utiliza produse cu remanența redusă, la care perioada pînă la dispariția reziduurilor din plante să fie mică, evitîndu-se cele care se acumulează în plante și animale. Se recomandă combaterea simultană a mai multor specii de dăunători și agenți fitopatogeni, precum și alternarea produselor, pentru a se evita apariția fenomenului de rezistență față de anumite substanțe.

Toate metodele enumerate, cuprinse în lupta integrată nu se îmbină la întîmplare ci, pe baza unor cercetări prealabile, se alcătuiesc scheme concrete de luptă integrată, împotriva unei specii de dăunător, a unui grup de specii înrudite, a dăunătorilor unei culturi și mai rar, împotriva complexului de dăunători, boli și buruieni. Cercetările prealabile urmăresc rezolvarea unor probleme importante, dintre care unele se referă la *factorii biotici limitativi* (evaluarea nivelului controlului natural prin paraziți, prădători și patogeni, estimarea mortalității produse de pesticide la dușmani naturali), altele se referă la *dăunători* (inventarul dăunătorilor principali, cunoașterea structurii și dinamicii populațiilor lor, determinarea pragurilor economice de densitate, supravegherea evoluției și prognoza atacului, menținerea populațiilor lor la un nivel minim), altele la *planta-gazdă* (folosirea mijloacelor agrotehnice pentru a asigura plantelor o bună dezvoltare) și altele la *pesticide* (determinarea circuitului pesticidelor în mediu, analiza fenomenelor negative, determinarea reziduurilor și a toleranțelor pentru floră și faună, a selectivității, termenelor de

avertizare a tratamentelor, etc.). Prin aplicarea combaterii integrate, avînd ca strategie optimizarea atît a factorilor controlului natural cît și a celor artificiali, culturali și chimici, omul devine un factor reglator conștient care contribuie la asigurarea stabilității agrosistemelor. Prin utilizarea unui ansamblu de metode de combatere, sînt satisfăcute exigențe de ordin *economic* (realizarea de producții mari și de calitate superioară, reducerea costului de producție), *ecologic* (evitarea poluării mediului înconjurător, realizarea și menținerea echilibrului biologic natural) și *toxicologic* (înlăturarea unor surse de intoxicații pentru om și animale).

Adoptarea în țara noastră în anul 1982 a *Legii privind protecția plantelor cultivate și a pădurilor și regimul pesticidelor*, va duce la sporirea producției agricole și ridicarea potențialului productiv al pădurilor, prin asigurarea unei protecții a plantelor cultivate și pădurilor împotriva atacului dăunătorilor, bolilor și buruienilor, pe baza introducerii și generalizării sistemului integrat de prevenire și combatere a acestora.

VIII. POTENȚIALELE DE MEMBRANĂ, MESAJUL NERVOS ȘI TRANSMITEREA SINAPTICĂ

Integrarea nervoasă se realizează în esență prin recepționarea și prelucrarea mesajelor nervoase purtătoare de informații, prin procese de reflectare informațională.

Mesajul nervos este constituit din organizarea seriată a semnalelor care sînt reprezentate de impulsurile nervoase. Impulsul nervos, la rîndul său, este expresia excitației nervoase produsă de acțiunea stimulilor. Starea de excitație este un fenomen deosebit de complex, care cuprinde numeroase laturi biochimice și biofizice. Din acest complex, mai bine cunoscute sînt aspectele electrice de tipul potențialelor de membrană. În cele ce urmează vom urmări, pornind de la studiul potențialelor de membrană, generarea impulsurilor și apoi formarea mesajelor nervoase ; totodată vor fi urmărite și probleme ale transmiterii sinaptice, prin care se asigură răspîndirea adecvată și prelucrarea informațiilor în sistemul nervos, precum și distribuirea mesajelor comenzi către structurile efectorii.

1. POTENȚIALELE DE MEMBRANĂ

În linii mari există trei tipuri de potențiale de membrană : potențialele de repaus, potențialele de acțiune și potențialele locale.

1.1. Potențialul de repaus (PR)

Potențialul de repaus este reprezentat de starea de polarizare electrică a membranei periplasmatice în condiția în care asupra celulei nu acționează stimuli manifești.

O modalitate tehnică deosebit de adecvată pentru studiul PR — și al biopotențialelor în general — este cea a oscilografiei catodice.

Oscilograful catodic este constituit dintr-un tub catodic și dintr-un ecran fluorescent (fig. VIII.1). În tub este generat un fascicul de electroni de către catodul C. Electronii sînt atrași de un sistem de anozi și dirijați spre ecran. La impactul electronilor cu ecranul se formează o pată luminoasă (spot). În drumul lor spre ecran, electronii trec printre două perechi de plăci. Prima pereche de plăci este așezată în plan vertical (plăcile X) și asigură baleiajul (de la fr. *balayer*=a mătura) spotului pe ecran, sub forma unei dîre luminoase care se deplasează de la stînga spre dreapta. Acest lucru se realizează datorită faptului că plăcilor X li se aplică o tensiune în „dinți de fierăstrău" (v. fig. VIII.1), care se obține, de pildă, prin descărcarea unor condensatori. Într-un prim moment, placa orizontală din stînga este încărcată pozitiv, iar cea din dreapta, negativ. Datorită acestui fapt, electronii,

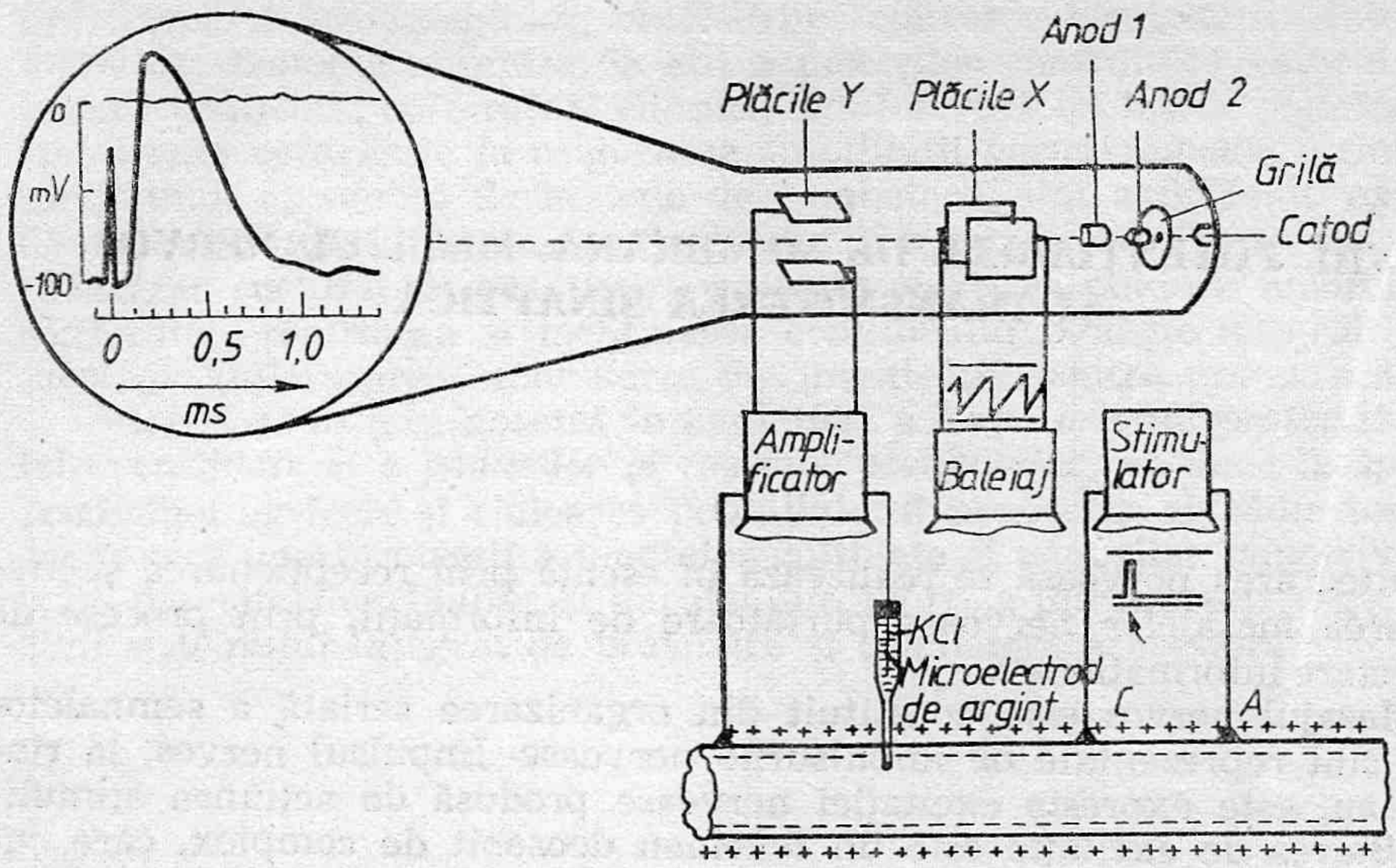


Fig. VIII.1. Schema oscilografului catodic (B a c i u).

particule de electricitate negativă, vor fi atrași spre placa din stînga, ceea ce înseamnă formarea spotului în stînga ecranului. Apoi, treptat, placa din stînga se negativează iar cea din dreapta se pozitivează. În consecință, fluxul de electroni va fi respins din partea stîngă spre dreapta, ceea ce înseamnă deplasarea spotului, formarea dîrei luminoase. La un moment dat, spotul se va găsi în extrema dreaptă a ecranului. Acum, brusc, polaritatea plăcilor se inversează — din nou placa din stînga devine pozitivă iar cea din dreapta negativă. Drept urmare, spotul se deplasează din nou spre stînga, dar extrem de rapid, imperceptibil. În felul acesta, ceea ce se înregistrează, vizual sau fotografic, este o mișcare continuă a spotului de la stînga spre dreapta (baleiajul). Se înțelege rolul formei în „dinți de fierăstrău" a tensiunii de baleiaj pentru asigurarea acestei dinamici a fluxului de electroni.

Cea de a doua pereche de plăci (Y) este așezată în plan orizontal. Plăcile Y sînt puse în legătură, prin intermediul unui amplificator, cu electrozii „de culegere" aplicați pe preparatul biologic ale cărei tensiuni vrem să le măsurăm. Plăcile Y vor lua, evident, încărcarea electrică a substratului pe care sînt aplicați electrozii. În funcție de polarizarea acestor plăci, spotul va suferi deflexiuni pe verticală, în sus sau în jos. În general, deflexiunile pe verticală semnalizează existența de potențiale electrice biologice — de biopotențiale.

Cu ajutorul oscilografului pot fi înregistrate potențiale chiar ale unei singure celule — de exemplu de la nivelul unei singure fibre nervoase. Firește, pentru a nu leza celula studiată, pentru a nu-i tulbura funcțiile, se folosesc electrozi foarte fini — microelectrozi (diametrul vîrfului unui microelectrod este chiar ultramicroscopic). Frecvent, se utilizează pentru asemenea investigații, fibre nervoase gigant de nevertebrate, al căror diametru poate ajunge pînă la 500 μm.

În partea stîngă a figurii VIII.2, *a* este înfățișat montajul experimental pentru înregistrarea osciloscopică de potențiale de membrană. După cum se vede, un microelectrod străpunge membrana, venind în contact cu mediul intracelular, deci cu fața internă a membranei, iar cel de al

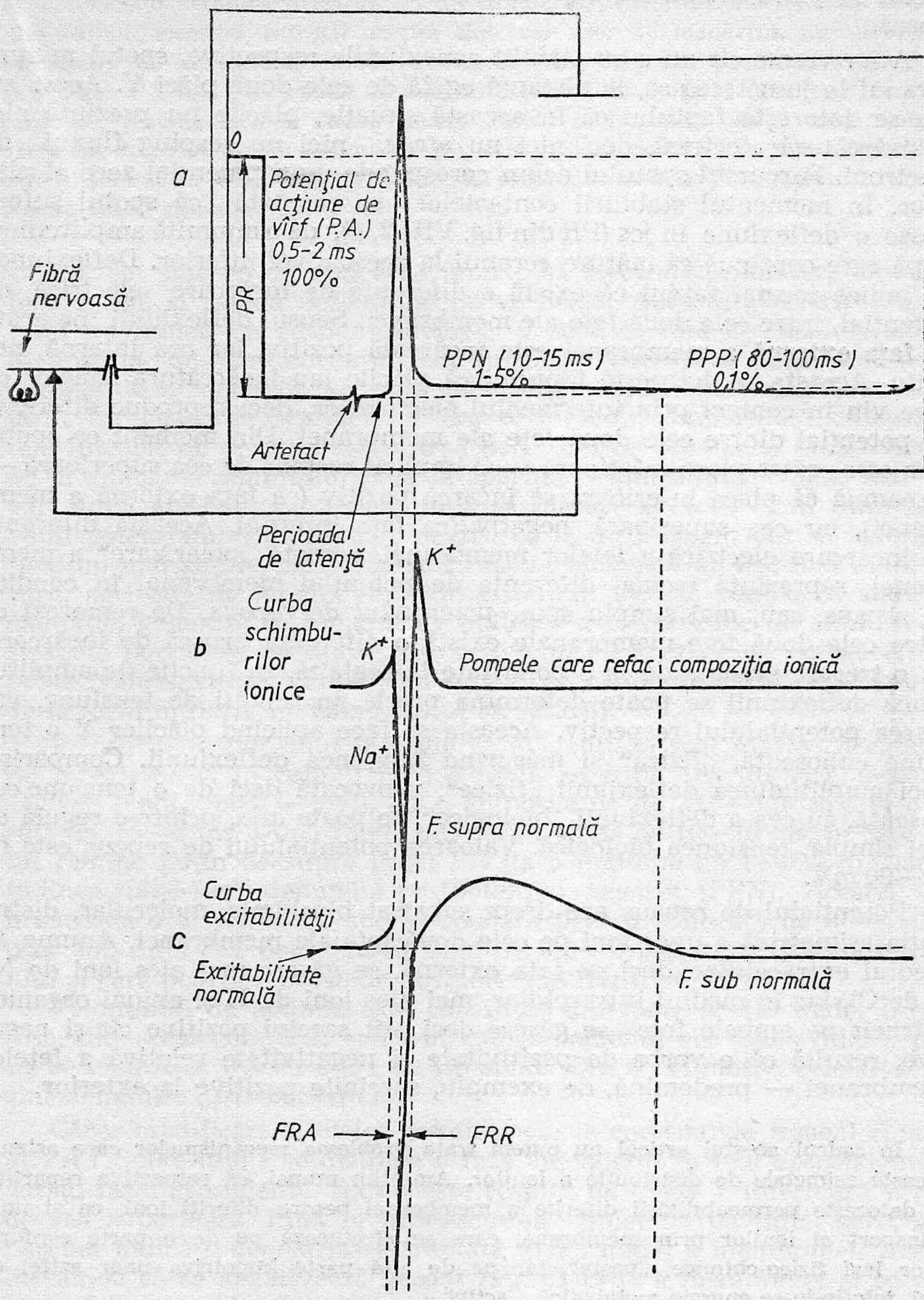


Fig. VIII.2. Montaj experimental pentru înregistrarea oscilografică de biopotențiale și traseele potențialelor de repaus și de acțiune *(a)*. Curba schimburilor ionice în cursul PA *(b)*. Variațiile de excitabilitate din cursul PA *(c)*. PPN — postpotențial negativ ; PPP — postpotențial pozitiv ; FRA — fază refractară absolută ; FRR — fază refractară relativă (N e ș t i a n u și C r i g h e l).

doilea este plasat pe fața externă a membranei. Primul electrod este conectat la placa orizontală superioară, iar cel de al doilea la placa inferioară.

Atîta vreme cît nu s-au stabilit conexiunile respective, spotul mătură ecranul la jumătatea sa, la distanță egală de cele două plăci Y. Acest lucru se datorește faptului că în această situație, plăcile nu prezintă nici o încărcătură electrică, deci nici nu atrag, nici nu resping fluxul de electroni. Parcursul spotului acum corespunde unui potențial zero al plăcilor. În momentul stabilirii contactelor se constată că spotul suferă brusc o deflexiune în jos (PR din fig. VIII.2, *a*), de o anumită amplitudine, după care continuă să mature ecranul la acest nivel inferior. Deflexiunea ne indică tocmai faptul că există o diferență de încărcare electrică, de potențial, între cele două fețe ale membranei. Sensul deflexiunii ne arată **că fața externă a membranei** este încărcată pozitiv, iar cea internă, negativ. Aceasta se datorește faptului că plăcile iau încărcătura zonelor cu care vin în contact prin intermediul electrozilor, deci reproduc diferența **de potențial dintre cele două fețe ale membranei**. Din moment ce spotul este atras către placa inferioară — și implicit respins de cea superioară —, înseamnă că placa inferioară se încarcă pozitiv (ca fața externă a membranei), iar cea superioară, negativ (ca fața internă). Această diferență de încărcare electrică a fețelor membranei, această „polarizare" a membranei, reprezintă tocmai diferența de potențial membranal în condiții de repaus, sau, mai simplu spus, *potențialul de repaus*. De remarcat că între cele două fețe membranale există o diferență bruscă de încărcare, nu o trecere gradată de la o polaritate la cealaltă. În funcție de amplitudinea deflexiunii se poate determina precis, în unități de tensiune, valoarea potențialului respectiv. Aceasta se face aplicînd plăcilor Y o tensiune cunoscută, „fizică" și măsurînd lungimea deflexiunii. Comparînd apoi amplitudinea deflexiunii „fizice", provocată deci de o tensiune cunoscută, cu cea a deflexiunii „biologice", se poate afla, printr-o regulă de trei simplă, tensiunea biologică. Valoarea potențialului de repaus este de 80—90 mV.

Potențialul de repaus are drept substrat biochimic, molecular, distribuția asimetrică a unor ioni pe cele două fețe ale membranei. Anume, în mediul extracelular, deci pe fața externă, se găsesc mai ales ioni de Na și de Cl, iar în mediul intracelular, mai ales ioni de K și anioni organici. Întrucît pe ambele fețe se găsesc deci atît sarcini pozitive cît și negative, rezultă că e vorba de pozitivitate și negativitate relativă a fețelor membranei — predomină, de exemplu, sarcinile pozitive la exterior.

În cadrul acestui articol nu putem trata problema mecanismelor care asigură această asimetrie de distribuție a ionilor. Amintim numai, că respectiva repartiție se datorește permeabilității diferite a membranei pentru diferiți ioni, ca și unui transport al ionilor prin membrană, care se efectuează pe de o parte conform unor legi fizico-chimice, „pasiv", iar pe de altă parte împotriva unor astfel de legi, folosindu-se energie metabolică, „activ".

1.2. Potențialul de acțiune (PA)

Dacă pe membrana aflată în repaus, care prezintă un potențial de repaus, se aplică un stimul, se înregistrează osciloscopic o serie de alte deflexiuni al căror ansamblu reprezintă tocmai potențialul de acțiune (v. fig. VIII.2, *a*).

Potențialul de acțiune, expresia electrică cea mai netă a stării de excitație, se obține sub acțiunea oricărui tip de stimul. Experimental se folosesc însă mai ales stimuli electrici, întrucît aceștia sînt mai ușor de manevrat, iar diversii lor parametri (de intensitate, durată, frecvență, sens, etc.) sînt precis dozabili. Pentru urmărirea PA este preferabilă stimularea electrică cu ajutorul unui puls de curent continuu, rectangular, de foarte scurtă durată (chiar mult sub 1 ms.). Curentul excitator, furnizat de un stimulator (S), este aplicat pe fibra nervoasă, la o oarecare distanță de electrozii de culegere, prin intermediul unor electrozi (microelectrozi) „de stimulare".

Perfect sincron cu aplicarea unui puls electric stimulator, spotul suferă o fină și rapidă deflexiune pe verticală. Această „tresărire" a spotului nu indică un răspuns biologic ci se datorește afectării sistemului osciloscopic de către curentul fizic furnizat. Respectiva deflexiune poartă numele de *artefact* (în sens de fenomen artificial, nebiologic) al stimulării. Înregistrarea artefactului are o deosebită importanță experimentală întrucît ne permite măsurarea perioadei de latență, a timpului scurs de la aplicarea stimulului pînă la apariția răspunsului biologic. Într-adevăr, după artefact, spotul continuă să mătură ecranul cîtva timp la nivelul potențialului de repaus, pentru ca la un moment dat să sufere deflexiuni mai ample, care trădează reacția biologică. În cea mai mare măsură, perioada de latență reprezintă timpul necesar pentru ca starea de excitație, generată în punctul de aplicare a electrozilor de stimulare, să străbată porțiunea de fibră pînă la nivelul electrozilor de culegere, unde poate fi înregistrată. (După cum se știe, procesele de excitație se propagă de la locul inițierii, invadînd restul structurii).

În cadrul răspunsului biologic se evidențiază mai multe „accidente". Se înregistrează în primul rînd o undă ascuțită, ca un vîrf, denumită „*spike*" (*engl. spike* = vîrf), cu o amplitudine de 110—120 mV și o durată de 0,5—2 ms. După spike, urmează o undă de 10—15 ms, în care spotul rămîne puțin deasupra liniei PR (la o înălțime de 1—5% din amplitudinea spike-ului) denumită postpotențial negativ (PPN). Acestei unde îi succede o alta în care spotul coboară pentru o durată de 80—100 ms ușor sub linia PR, denivelarea fiind de 0,1—1% din amplitudinea spike-ului și care poartă numele de postpotențial pozitiv (PPP).

Potențialul de acțiune este constituit din toate aceste unde. Întrucît însă, din acest complex, spike-ul este fenomenul cel mai evident, practic se identifică PA cu unda de tip spike. Din acest motiv, celelalte unde sînt denumite „postpotențiale".

Căror modificări electrice membranale le corespunde traseul complex al PA ? Spike-ului i se distinge o fază ascendentă și una descendentă. În cursul fazei ascendente, spotul este respins de placa Y inferioară și atras de cea superioară. Pînă la intersectarea liniei de potențial zero, acest parcurs indică o depolarizare treptată (dar rapidă) a membranei. Aceasta înseamnă că se negativează gradat fața externă a membranei și se pozitivează în aceeași măsură fața internă, reducîndu-se diferența de potențial dintre ele — de aici „depolarizarea". Depolarizarea este completă în momentul intersectării liniei de zero — acum este anulată diferența de potențial dintre cele două fețe ale membranei. Spotul se deplasează însă, de-a lungul pantei ascendente a spike-ului, deasupra liniei de zero. Aceasta înseamnă că acum membrana se polarizează electric din nou, invers însă decît în cazul repausului, fața internă devenind pozitivă iar cea

externă negativă. Procesul se desfășoară pînă la un punct culminant — vîrful spike-ului. Acum este atinsă valoarea maximă a acestei polarizări inversate. De altfel, amplitudinea spike-ului se și măsoară de la nivelul liniei PR pînă la acest punct culminant. În cursul fazei descendente se desfășoară fenomene inverse : depolarizare treptată a membranei pînă la anulare în momentul intersectării liniei de zero, apoi repolarizare, tinzîndu-se spre situația caracteristică repausului.

La sfîrșitul pantei descendente, este refăcut aproape potențialul de repaus, dar nu perfect. În cursul postpotențialului negativ, membrana este încă ușor depolarizată. Considerînd lucrurile la nivelul fetei externe se poate spune că aceasta este întrucîtva negativă, mai puțin pozitivă decît în repausul propriu-zis. Din acest motiv se și numește perioada respectivă, *postpotențial negativ*. În cursul postpotențialului pozitiv, membrana se „hiperpolarizează". Aceasta înseamnă că acum este mai mare diferența de potențial dintre fețele membranei decît în condițiile repausului propriu-zis. Considerînd din nou lucrurile cu referire la fața externă, se poate conchide că în această fază, ea este mai puternic încărcată pozitiv — acesta și este motivul denumirii de *postpotențial pozitiv*. După PPP, echilibrul electric de repaus se reface complet.

Practic, după cum s-a spus, potențialul de acțiune este reprezentantul electric al stării elementare de excitație nervoasă, al impulsului nervos. Postpotențialele prezintă importanță pentru numărul de impulsuri pe care le poate realiza o fibră nervoasă în unitatea de timp, întrucît în decursul lor structura prezintă variații de reactivitate la acțiunea unor stimuli.

Potențialul de acțiune are drept substrat biochimic, molecular, migrări caracteristice ale ionilor prin membrană. Inversarea de polarizare din cursul spike-ului se datorește, de exemplu, pătrunderii masive de ioni de Na și de Cl în mediul intracelular și ieșirii de ioni de K din celulă. În cursul postpotențialelor, prin mecanisme particulare se reface distribuția ionică specifică repausului (v. figura VIII.2, b).

Dintr-un anumit punct de vedere, se poate considera că stimulul provoacă o modificare reversibilă a echilibrului electric al membranei.

1.2.1. *Trăsăturile fiziologice ale potențialului de acțiune*

Principalele trăsături fiziologice ale *PA* sînt : *propagarea fără decrement, supunerea la acțiunea legii „tot sau nimic", prezența fazelor refractare* și faptul că în cursul desfășurării lor *nu se pot realiza fenomene de sumație.*

Potențialul de acțiune generat într-un anumit punct al unei fibre nervoase se propagă de-a lungul întregii fibre menținîndu-și pe tot parcursul acesteia parametrii inițiali (de pildă valoarea de 110 mV). Această *răspîndire fără scăderea amplitudinii, fără „decrement"*, realizată prin intervenția unor mecanisme metabolice active, regeneratoare, în fiecare punct al traseului, înseamnă îndeplinirea unei condiții foarte însemnate pentru informatică, și anume evitarea pierderii de informație. Potențialul de acțiune, impulsul nervos, s-a constituit ca un element de distribuție a informației la distanță — la animale de talie mare, unele fibre nervoase au lungimi chiar de mai mulți metri. Este deci deosebit de important ca semnalul reprezentat de impulsul nervos să ajungă nealterat pînă la capătul traseului. (Subliniem și faptul că în decursul evoluției biologice

s-au realizat și mecanisme care asigură viteze tot mai mari de propagare a impulsurilor — în fibrele cele mai specializate în acest sens, la mamifere, potențialele de acțiune sînt vehiculate cu 120 m/s.).

În ce privește *supunerea la acțiunea legii „tot sau nimic"*, se știe că potențialul de acțiune apare la valoarea maximală chiar la intensitatea prag a stimulării. Stimulii subliminali nu generează potențiale de acțiune. Stimulii supraliminali nu provoacă potențiale de acțiune mai mari decît cei prag, întrucît PA s-a manifestat la întreaga capacitate a structurii chiar de la intensitatea liminală. Această trăsătură fiziologică a PA face ca impulsul nervos ca atare, izolat, să nu poată asigura multitudinea de aspecte informaționale pe care le reclamă un răspuns biologic adecvat. Un astfel de răspuns este, printre altele, în funcție de intensitatea stimulării. Într-un fel reacționează organismul la o șoaptă și altfel la un bubuit. Cum se poate însă ajunge la aceasta, dacă pe traiectul fibrei nervului acustic se formează același potențial de acțiune și la stimulul sonor slab și la cel puternic? Este evident că impulsul în sine este doar un „semnal" care indică centrilor nervoși că s-a petrecut o modificare în mediu, dar nu-i poate înștiința asupra intensității acesteia. Impasul este depășit, după cum vom vedea, prin faptul că în condiții fiziologice, stimulii nu provoacă potențiale de acțiune izolate, ci serii, „trenuri", de potențiale, de diferite frecvențe. Aceste serii se numesc *mesaje nervoase* și ele furnizează centrilor informații precise privind variațiile de intensitate a stimulilor. Un stimul slab determină apariția unui mesaj de frecvență joasă, unul puternic, un mesaj de frecvență ridicată.

În cursul desfășurării unui spike provocat de un stimul, fibra nervoasă nu răspunde printr-un nou spike unui al doilea stimul : este „refractară" la acțiunea acestui excitant suplimentar. Practic, structura devine din nou reactivă numai după desfășurarea completă a primului spike (v. fig. VIII.2, *c*).

Refractaritatea, împreună cu supunerea în fața legii „tot sau nimic" au drept consecință directă faptul că spike-urile și deci acțiunile stimulilor individuali aplicați la intervale mai mici decît durata unui potențial de vîrf, nu se pot însuma.

Refractaritatea și *imposibilitatea sumației* constituie de asemenea trăsături care ar putea reprezenta obstacole în calea obținerii unor informații adecvate referitoare la acțiunea stimulilor naturali. Datele de mai sus sînt evidențiate experimental, prin aplicarea unor stimuli artificiali de forma pulsurilor electrice scurte, realizate ca evenimente particulare discontinue. Dar în condiții fiziologice, biologice, organismul este supus unor numeroase influențe simultane sau care variază continuu și ale căror efecte se însumează. Sumația este un fenomen care se impune pentru realizarea unor reacții biologice adecvate și, după cum vom vedea, s-au constituit mecanisme care îi asigură pe deplin posibilitatea desfășurării.

1.3. **Potențialele locale (PL)**

Utilizînd același preparat experimental al fibrei nervoase izolate, se constată că stimulii subliminali pentru producerea unui PA nu sînt în întregime lipsiți de efect. Anume, astfel de stimuli determină ușoare modificări de polarizare a membranei care poartă numele de potențiale locale (fig. VIII.3). Denumirea este datorată faptului că astfel de modificări electrice se desfășoară practic numai în locul de acțiune a stimulului.

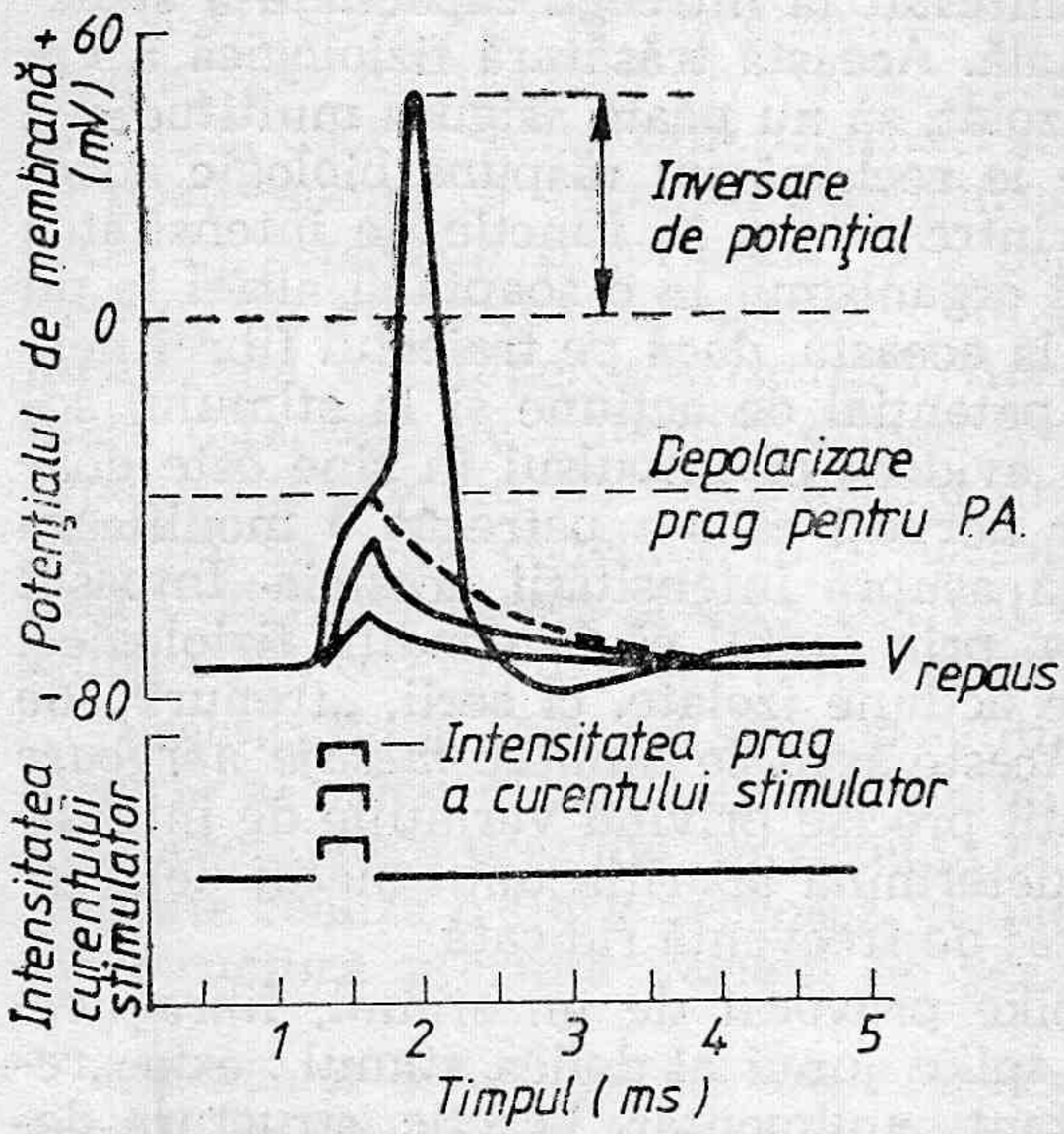


Fig. VIII.3. Potențialele locale — depolarizări sub prag, provocate de stimuli sublimi-nali — și potențialul de acțiune, declanșat la depolarizarea prag, provocată de stimulul liminal (Eckert și Randall).

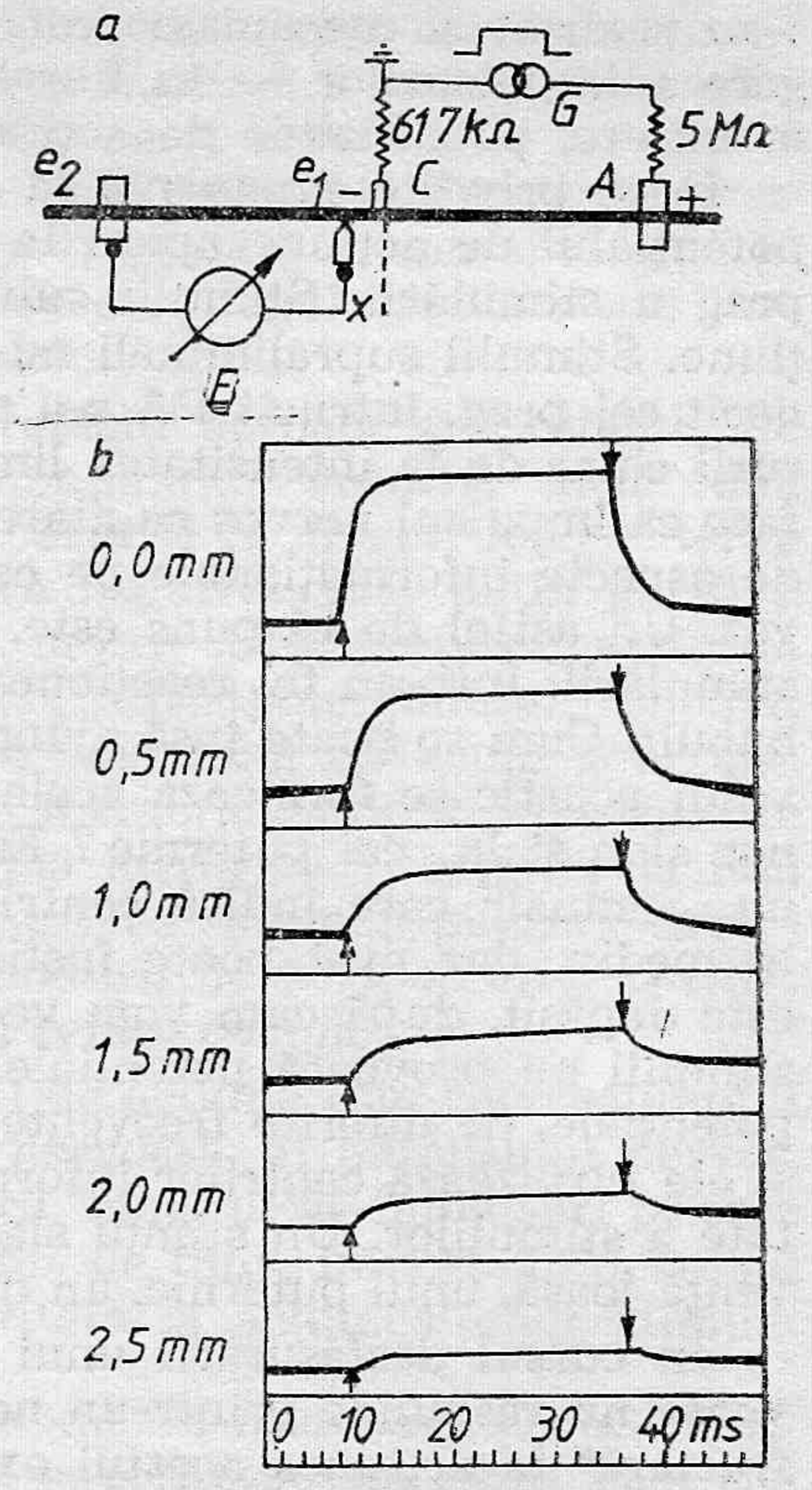


Fig. VIII.4. Potențialul local al unei fibre nervoase izolate de homar :

a — schema electrozilor de culegere și de stimulare. Unul dintre electrozii de culegere este plasat la distanțe diferite (x) de catod, în segmentul extrapolar ; *b* — potențialele culese în montajul descris, curentul de stimulare fiind mereu același (Hodgkin și Rushton).

Această „localizare" nu este însă foarte strictă. Potențialele locale au și o anumită capacitate de propagare, însă pe distanțe mici și cu decrement (fig. VIII. 4).

Modificările locale ale polarizării membranei pot fi de sens depolarizant sau hiperpolarizant. Deocamdată ne vom opri asupra condiției de depolarizare, care apare la nivelul catodului stimulant, și care se traduce, osciloscopic, printr-o denivelare în sus a spotului față de linia PR (ca în cazul PPN).

În figura VIII.4, *a* este înfățișat montajul pentru înregistrarea de PL depolarizante. Linia groasă orizontală reprezintă fibra nervoasă. Sub această linie este indicat sistemul de culegere, în care e_1 și e_2 sînt electrozii de culegere iar E este dispozitivul de măsurare a potențialului membranal. Deasupra liniei este plasat sistemul de stimulare, în care G este stimulatorul generator de pulsuri rectangulare, iar C și A catodul și respectiv anodul circuitului stimulant. Potențialele locale se înregistrează prin electrodul e_1 din apropierea catodului. Deplasările lui e_1 față de C permit evidențierea propagării cu decrement a PL.

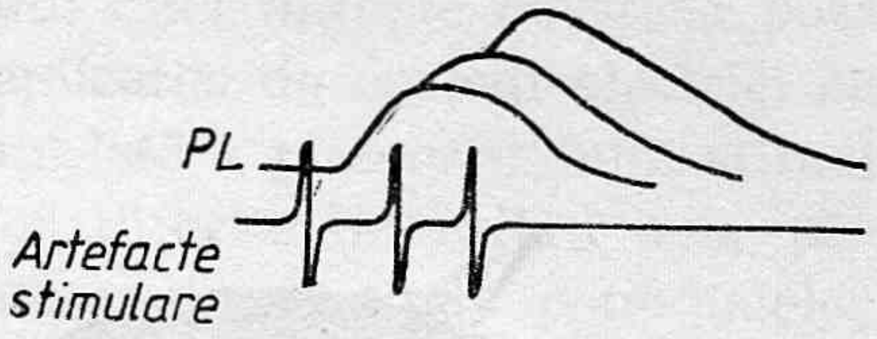


Fig. VIII.5. Sumația potențialelor locale.

Potențialul local este gradabil — amplitudinea sa este proporțională cu intensitatea stimulului (în gama de intensități subliminale). În momentul în care PL a atins o valoare critică (care se realizează la valoarea prag a stimulului), pe el se clădește potențialul de acțiune (v. fig. VIII.3).

Totodată, potențialul local nu prezintă faze refractare și permite sumația. Stimuli succesivi, aplicați la intervale adecvate înainte de dispariția PL provocat de stimulul precedent, determină creșterea în amplitudine a PL. Aceasta înseamnă că în timpul desfășurării unui PL, membrana nu e refractară la acțiunea unor noi excitanți, iar aceștia își pot însuma efectele (fig. VIII.5). Consecința este că o serie de stimuli subliminali, cu o frecvență adecvată poate duce, în momentul în care prin însumare s-a ajuns la nivelul critic de depolarizare, la generarea unui PA.

Iată deci că *potențialele locale* au trăsături fiziologice practic opuse celor ale potențialelor de acțiune : *se propagă cu decrement pe distanțe mici, nu se supun legii „tot sau nimic" ci sînt gradabile, nu prezintă faze refractare și permit sumația.* Se înțelege astfel că prin intermediul potențialelor locale pot fi contracarate inconvenientele informaționale pe care le prezintă potențialele de acțiune. De altfel, în condiții fiziologice, aceste două tipuri de potențiale se împletesc, acest fapt permițînd o codificare informațională completă. (Am putea asemăna acest cuplaj cu complementaritatea fazelor anaerobă și aerobă din respirația celulară : așa cum faza anaerobă pregătește terenul pentru faza aerobă, potențialele locale constituie fundamentul potențialelor de acțiune).

* * *

Toate cele discutate pînă acum se referă la fenomene desfășurate la nivelul fibrei nervoase, evidențiate prin stimularea experimentală a unei astfel de structuri. În mod natural însă, stimulii nu acționează pe traiectul fibrelor nervoase, ci la nivelul elementelor periferice ale analizatorilor, asupra receptorilor senzoriali, acesta fiind locul de generare a mesajelor nervoase. După cum se știe, receptorii sînt structuri „traductorii", care transformă energia fizică a stimulilor în mesaje nervoase. În esență, la nivel receptorial, sub acțiunea stimulilor se produc potențiale de tip local pe care se grefează potențiale de acțiune ce se organizează în mesaj propagabil și transmisibil. Mai departe, la nivelul înlănțuirilor sinaptice, potențialele de acțiune ale mesajului presinaptic, aferent, vor constitui factorul determinant al formării din nou de potențiale de tip local, postsinaptice, pe baza cărora se va constitui mesajul postsinaptic, eferent.

2. POTENȚIALELE RECEPTORIALE

Experimente desfășurate pe corpusculii Paccini sînt deosebit de ilustrative pentru fiziologia generală a receptorilor.

Corpusculii Paccini (fig. VIII.6) sînt receptori pentru presiune, plasați în dermă, în țesutul conjunctiv care învelește mușchii, tendoanele și

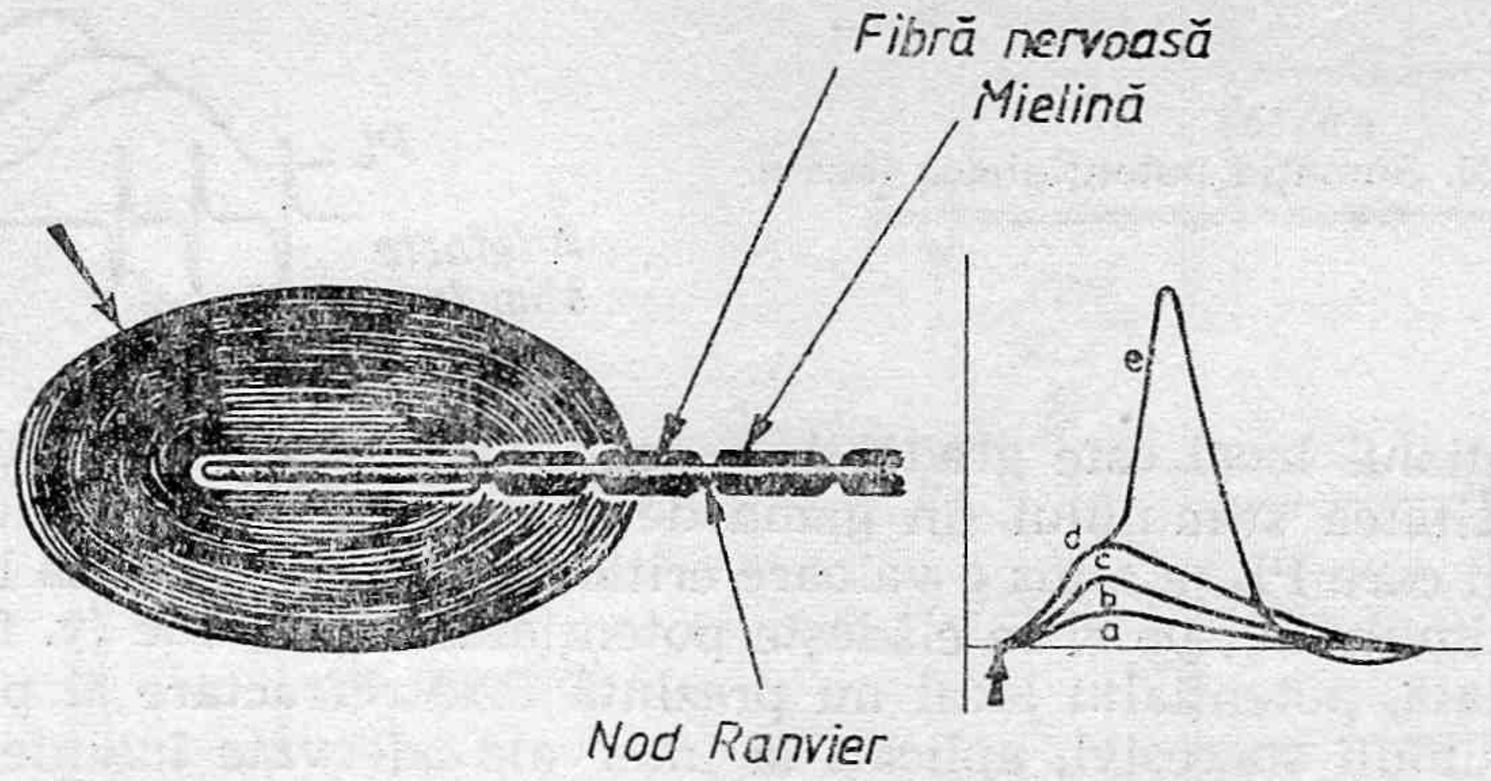


Fig. VIII.6. Schema corpusculului Paccini (stînga) și a potențialelor electrice (dreapta) provocate prin stimulări de intensități crescînde în punctul indicat de săgeată. Un stimul slab determină un potențial generator redus *(a)*. Stimuli din ce în ce mai puternici provoacă potențiale generatoare de amplitudini crescînde (*b* și *c*). Stimulul prag (d) declanșează un impuls nervos „tot sau nimic". Dacă primul nod Ranvier este blocat, răspunsul „tot sau nimic" nu poate fi indus (L o e w e n s t e i n, din Hoar).

articulațiile, în membranele seroase și în mezenterul viscerelor. Elementul receptor propriu-zis este reprezentat de o terminație dendritică. Terminația nervoasă este cuprinsă într-o capsulă constituită din straturi concentrice de țesut conjunctiv care se înfășoară unul pe altul ca foile de ceapă. Spațiile dintre aceste straturi conțin lichid care probabil are rolul de a transmite modificările de presiune exercitate de la exterior asupra terminației nervoase din interiorul capsulei. Capsula nu este însă esențială pentru excitarea receptorului. Filamentul nervos, în cadrul capsulei își menține teaca de mielină numai în porțiunea proximală ; aici există și un nod Ranvier important, la nivelul căruia apar potențialele de acțiune.

În figura VIII.7 este reprezentată schema unui experiment în care se excită mecanic direct fibra nervoasă, după îndepărtarea capsulei pacci-

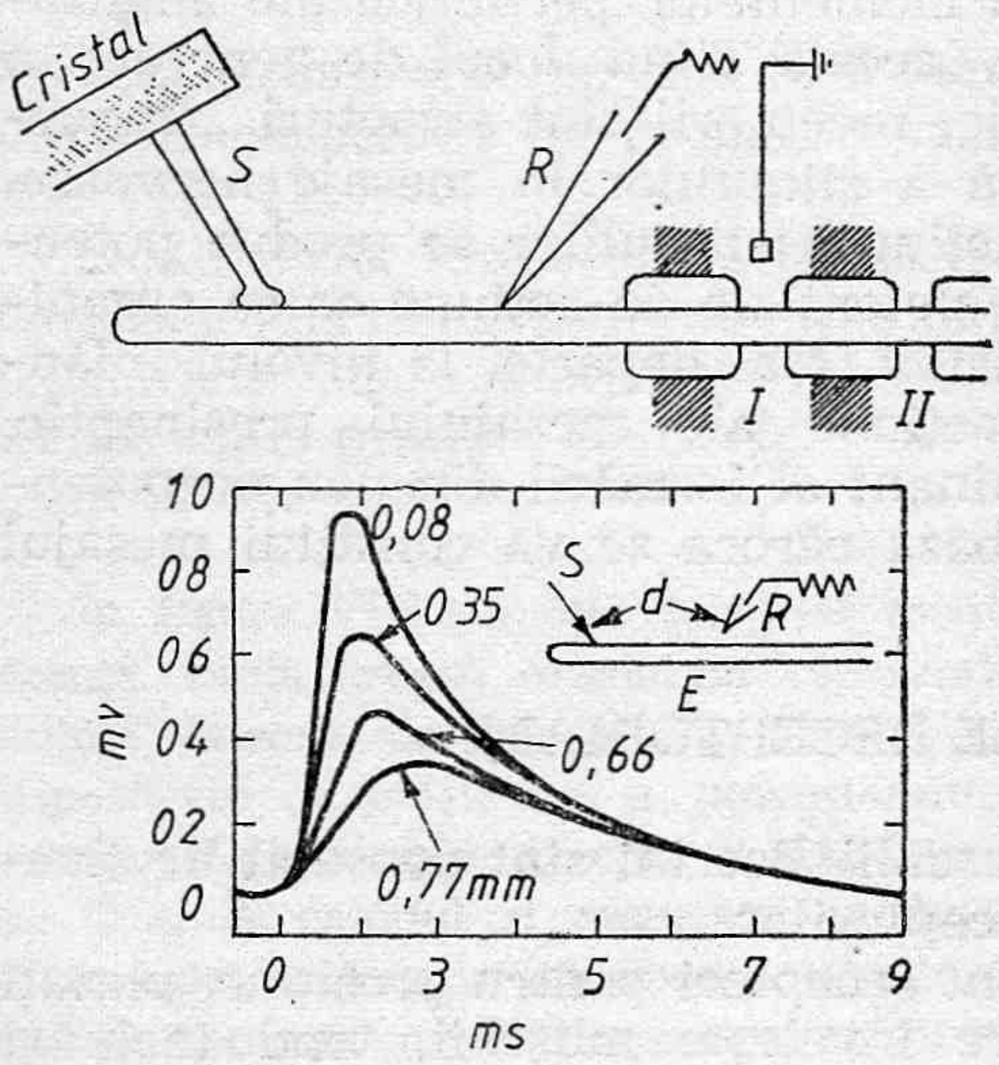


Fig. VIII.7. Răspîndirea excitației de la punctul de aplicare a stimulului (S), de-a lungul terminației nervoase a unui corpuscul Paccini. *Sus*, montajul experimental ; lamele corpusculului au fost îndepărtate ; pulsurile mecanice ale unui cristal piezoelectric au fost aplicate printr-un stilet de sticlă (S) ; potențialele generatorii rezultate sînt înregistrate cu un microelectrod (R) de la suprafața membranei receptorului, sau, alternativ, între primul (I) și al doilea (II) nod Ranvier. *Jos*, o mică regiune a membranei receptorului (E) este stimulată cu pulsuri mecanice egale, în timp ce microelectrodul (R) este plasat în diferite puncte pe suprafața membranei receptorii ; sînt suprapuse patru potențiale generatorii înregistrate la distanțele indicate (d) (L o e w e n s t e i n, din Hoar).

niene. Stimularea se realizează cu ajutorul unei baghete de sticlă pusă în legătură cu un cristal piezoelectric : aplicarea de curenți electrici cu parametri cunoscuți duce la vibrarea controlată a piezocristalului și mai departe a baghetei. În urma stimulării cu diferite intensități apar potențiale „generatoare" (depolarizări membranale de tipul potențialelor locale), de diferite amplitudini. Cînd se atinge o valoare critică a potențialului generator este generat potențialul de acțiune la nivelul primului nod Ranvier (v. figura VIII.6). Amplitudinea potențialelor generatorii descrește pe măsura îndepărtării de locul de aplicare a stimulului, ceea ce evidențiază propagarea cu decrement (v. figura VIII.7).

3. CODIFICAREA PARAMETRILOR STIMULĂRII. MESAJUL NERVOS

De remarcat faptul că potențialele generatorii furnizează informații adecvate privind intensitatea stimulilor (I) prin variațiile lor de amplitudine (A). Întrucît variațiile de amplitudine se prezintă ca fenomene continue, asemănîndu-se din acest punct de vedere cu variațiile intensității stimulilor, se spune că potențialele generatoare codifică „analogic" intensitatea stimulării. Pentru mulți receptori, relația dintre A și I este logaritmică :

$$A = k \ln (I)$$

Am văzut cum prin însumare, potențialele generatorii „generează potențialul de acțiune". Dar cum anume se ajunge nu la formarea simplului impuls, ci a mesajului nervos ?

O depolarizare receptorială de un anumit nivel poate genera un singur impuls. Dar dacă respectiva depolarizare este mai amplă și de mai mare durată, pe fondul ei se grefează o serie de impulsuri, un mesaj nervos. Acest fapt este ilustrat în figura VIII.8 care evidențiază potențialele culese dintr-o fibră senzitivă în legătură cu receptori de tipul fusurilor neuromusculare, care sînt excitați de variațiile de întindere și de tensiune musculară. Se constată că stimularea fiziologică a receptorilor declanșează apariția de serii de potențiale de acțiune, și anume de frecvențe cu atît mai mari cu cît tensiunea mecanică stimulantă a fost mai mare. Se observă totodată, că pe mă-

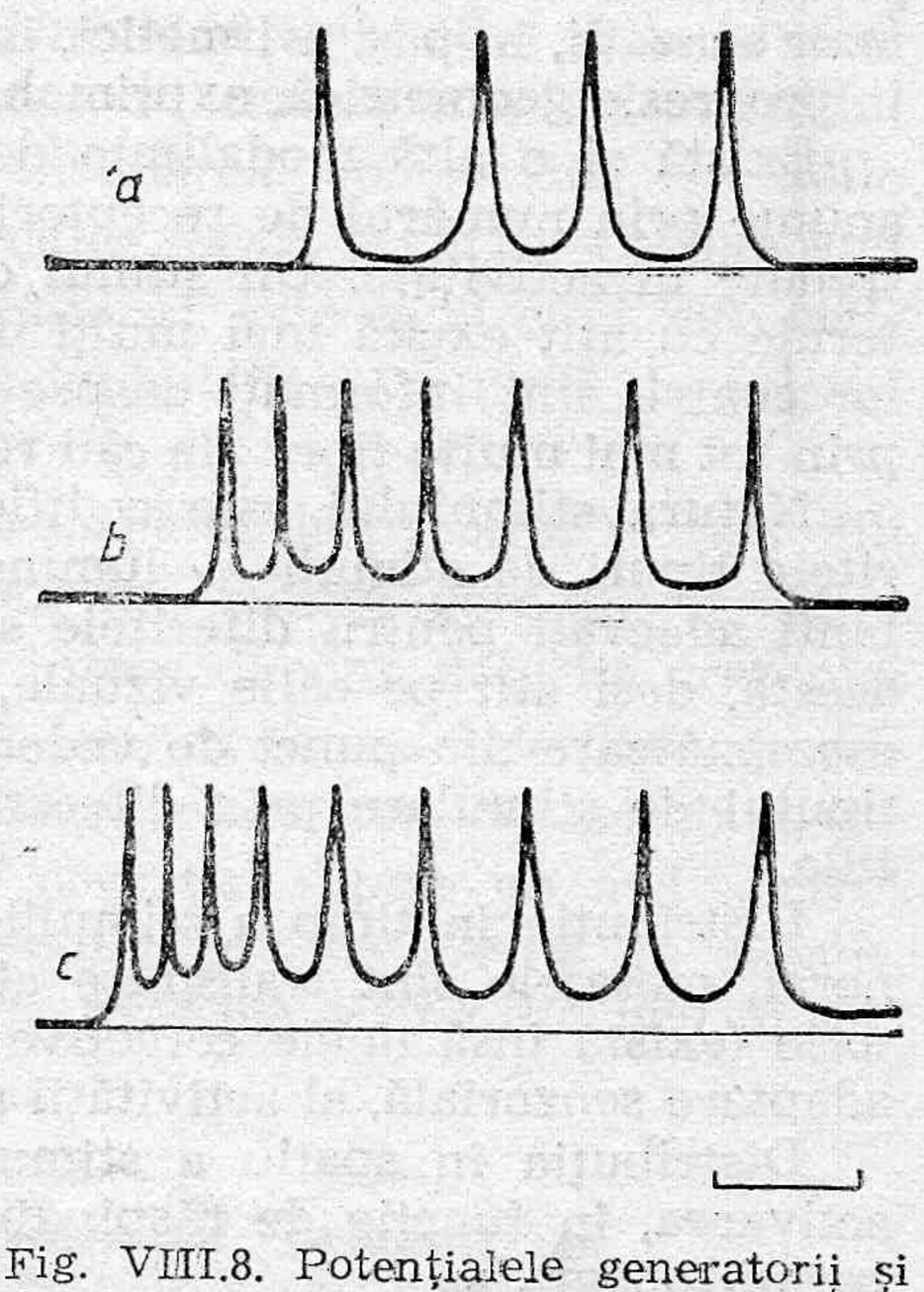


Fig. VIII.8. Potențialele generatorii și descărcarea de potențiale de acțiune dintr-o fibră senzitivă în legătură cu un fus neuromuscular, produse prin întinderea mușchiului extensor lung al degetului IV la broască. Întinderea a fost provocată prin contracția mușchiului sartorius. *a*—*c* — descărcări la diferite valori ale întinderii. Scala de timp : 20 ms (B u r e š și col.).

sura intensificării stimulării, nivelul de la care sînt inițiate spike-urile este tot mai ridicat. Întrucît denivelarea spotului pînă la baza spike-ului reprezintă potențialul generator, rezultă că o dată cu creșterea stimulării, crește amplitudinea acestui potențial, a depolarizării, acest fapt stînd la baza organizării caracteristice a mesajelor nervoase.

Modularea frecvenței (F) impulsurilor reprezintă o modalitate fundamentală de codificare, în cadrul mesajului, a intensității stimulilor.

Frecvența (F) este astfel proporțională cu amplitudinea potențialului generator și prin aceasta proporțională cu logaritmul intensității stimulării (I) :

$$F = k' \ln (I)$$

Mesajul este alcătuit din impulsuri, care sînt elemente discontinue. Codificarea unor fenomene cu caracter de continuitate, cum sînt variațiile de intensitate a stimulului, prin modularea frecvenței unor fenomene discontinui, se numește *„digitală"*.

Un mesaj mai puternic (de frecvență mai mare) determină în cele din urmă, prin activitatea caracteristică a capătului cortical al analizatorului, o senzație mai puternică. Este cunoscută *„legea psihofizică a lui Weber și Fechner*, conform căreia, treptele de intensitate a senzației (S) sînt proporționale cu logaritmul intensității stimulării :

$$S = k'' \ln (I)$$

(Aceasta înseamnă că nu orice creștere a intensități stimulului este percepută senzorial. Pentru a se provoca creșteri egale ale intensității unor senzații, în pași aritmetici, intensitatea stimulului trebuie să crească în progresie geometrică, exprimabilă logaritmic.)

Există și o altă modalitate de codificare a intensității stimulilor, și anume prin numărul de receptori afectați, și deci de fibre nervoase antrenate în activitate. Un stimul de o anumită natură, cu cît e mai puternic cu atît excită mai mulți dintre receptorii pentru care e adecvat, iar centrii sînt informați despre aceasta prin faptul că primesc mesaje prin tot mai multe fibre ale căii respective.

Natura stimulului este codificată informațional prin aceea că diferitele tipuri de stimuli — luminoși, acustici, olfactivi etc. — sînt excitanți adecvați pentru diferitele structuri receptorii, de analiză. În felul acesta, deși atît pe căile vizuale, acustice, olfactive etc., circulă mesaje asemănătoare din punct de vedere electric, centrii sînt informați asupra tipului de stimulare prin diferențierea căilor pe care primesc informațiile.

Distribuția în timp a stimulilor este codificată prin aceea că, în general, mesajele sînt transmise atîta timp cît durează acțiunea stimulatorie (există însă unele corective în acest sens, de tipul fenomenelor de adaptare senzorială, al activității receptorilor fazici etc.).

Distribuția în spațiu a stimulilor este codificată, în principiu, prin activarea, în funcție de răspîndirea excitanților, a diferiți receptori, separați topografic.

4. PROPAGAREA IMPULSURILOR NERVOASE

Propagarea stărilor de excitație este o condiție informațională „sine qua non".

Potențialele de tip local, care reprezintă forme de codificare analogică, se propagă cu decrement. Propagarea cu decrement prezintă riscul

pierderii de informație pe parcurs. Dacă însă structurile (fibrele) pe care călătoresc potențialele de tip local sînt scurte, acest risc este în mare măsură diminuat, întrucît de-a lungul unui asemenea traseu, pierderea respectivă poate să nu fie semnificativă, astfel încît la capătul fibrei tot pot ajunge informații adecvate. Există părerea (B i s h o p) că, filogenetic, au apărut întîi potențialele locale ca modalitate informațională și apoi potențialele de acțiune. Pe unele fibre scurte din sistemul nervos al celenteratelor — tip primitiv de sistem nervos —, informația se propagă sub forma de potențiale locale, decrementiale.

Potențialele de acțiune, după cum am văzut reprezintă o modalitate preferențială de transmitere a informației la distanță, fără pierderi, rapid.

Potențialele de acțiune se propagă cu ajutorul curenților locali Hermann. În zona de fibră în care se află spike-ul la un moment dat, fața externă a membranei este încărcată electric negativ iar cea internă pozitiv. În zonele învecinate, ca în tot restul membranei, polarizarea este cea caracteristică repausului. Există astfel o diferență de potențial între zona activă și cele învecinate, deci condiții pentru generarea unor curenți locali. Acești curenți circulă în exterior dinspre regiunile în repaus către porțiunea activă, traversează membrana și călătoresc apoi prin axoplasmă și străbat membrana în sens invers, închizîndu-se circuitul (fig. VIII.9, *a*). Curenții respectivi au drept efect depolarizarea membranei în zonele din imediata apropiere a celei active, ceea ce înseamnă crearea terenului pentru generarea spike-ului și la nivelul lor, deci propagare a impulsului. În zona în care a fost plasat inițial spike-ul se reface echilibrul electric. Instalarea spike-urilor în noile puncte permite constituirea de noi circuite locale ș.a.m.d. Considerînd lucrurile la nivelul feței externe a membranei, este ca și cînd, sub acțiunea curenților locali s-ar deplasa de-a lungul fibrei o undă de negativitate, un catod depolarizant.

În fibrele nervoase nemielinizate, propagarea impulsului se face din aproape în aproape, pas cu pas. În fibrele mielinizate, curenții Hermann nu pot traversa membrana pe parcursul internodurilor, datorită prezenței tecilor de mielină care au rol de izolator electric ; în astfel de fibre, curenții străbat membrana numai la nivelul nodurilor Ranvier. În consecință, curenții, care apar datorită diferenței de potențial dintre un nod „activ“ (unde e instalat spike-ul la un moment dat) și cele vecine, în repaus, străbat circuite mai lungi, iar impulsul se propagă sărind din nod în nod

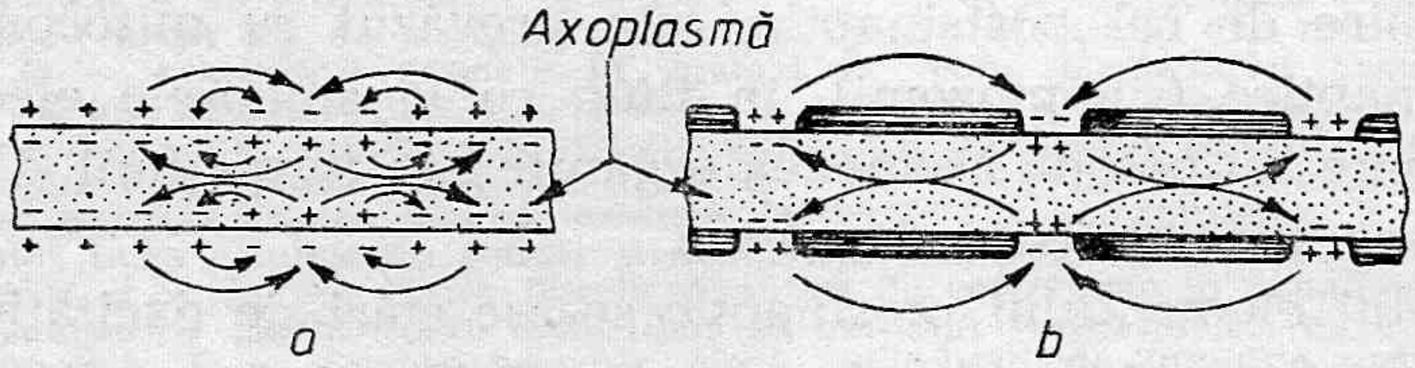


Fig. VIII.9. Propagarea excitației prin curenți locali, din aproape în aproape într-un axon nemielinizat *(a)* și saltatoriu (între nodurile Ranvier) într-un axon mielinizat *(b)* (Vasilescu și Mărgineanu).

(fig. VIII.9, *b*). Conducerea „saltatorie“ se realizează, evident, cu viteze mai mari decît cea pas cu pas.

În situația experimentală a stimulării unei fibre pe parcursul ei, conducerea excitației este bidirecțională : din punctul excitat, impulsul se propagă spre ambele capete ale fibrei. În condiții naturale, conducerea este însă unidirecțională, întrucît excitația apare la un capăt al fibrei — la nivelul receptorilor —, sau în porțiunea inițială a axonului neuronului postsinaptic. Sinapsele, în marea lor majoritate, de asemenea, asigură circulația impulsurilor numai de la elementul pre- la cel postsinaptic.

5. TRANSMITEREA SINAPTICĂ

Se înțelege prin „transmitere“ trecerea mesajelor de la un element la altul. Mesajele nervoase sînt transmise prin mecanisme speciale care se desfășoară la nivelul joncțiunilor sinaptice. După cum se știe, conexiunile sinaptice se caracterizează morfologic prin discontinuitate. Între elementul pre- și cel postsinaptic există o discontinuitate, un spațiu „sinaptic“. Tocmai existența acestei discontinuități este cea care reclamă procese particulare pentru asigurarea circulației informației.

Contacte sinaptice există între receptori și fibrele nervoase senzitive — dendrite — în legătură cu aceștia, între neuroni (sinapsele neuro-neuronale) și între neuroni și efectori (mușchi, glande etc.). Sinapsele neuro-neuronale sînt în general axo-dendritice, axo-somatice sau axo-axonale. (În unele cazuri, de exemplu la nivelul scoarței cerebrale, se ia în considerare și un tip „dendro-dendritic“.)

Ultrastructural, diversitatea sinapselor este remarcabilă (fig. VIII.10). Organizarea moleculară responsabilă de procesele de transmitere se pare însă că este mai puțin variată.

Funcțional pot fi diferențiate două categorii de sinapse : cu mecanism de transmitere electric (cu ajutorul curenților locali) și cu mecanism de transmitere chimic (cu ajutorul mediatorilor chimici). Morfologia acestor tipuri de sinapse este diferită (fig. VIII.11). La sinapsele chimice, suprafața de contact dintre cele două celule reprezintă o zonă foarte mică din suprafața totală a celulei postsinaptice, în timp ce la sinapsele electrice, membrana postsinaptică vine în contact pe o arie mult mai largă cu membrana presinaptică. Spațiul sinaptic la sinapsele chimice este mai mare (200 Å și peste), iar la sinapsele electrice mult mai mic (contactul este foarte strîns). La sinapsele chimice, elementul presinaptic, spre deosebire de cel postsinaptic, este prevăzut cu mitocondrii și cu vezicule sinaptice (sinaptozomi), în timp ce la sinapsele electrice, cele două elemente nu posedă asemenea organite sau formațiuni și sînt foarte asemănătoare între ele (sînt simetrice).

La nivelul elementului presinaptic sosesc stări de excitație. În urma procesului de transmitere, în elementul postsinaptic se realizează o stare tot de excitație sau una de inhibiție. După natura stării generate în membrana postsinaptică, sinapsele, atît cele „electrice“ cît și cele „chimice“, se împart în „excitatorii“ și „ inhibitorii“.

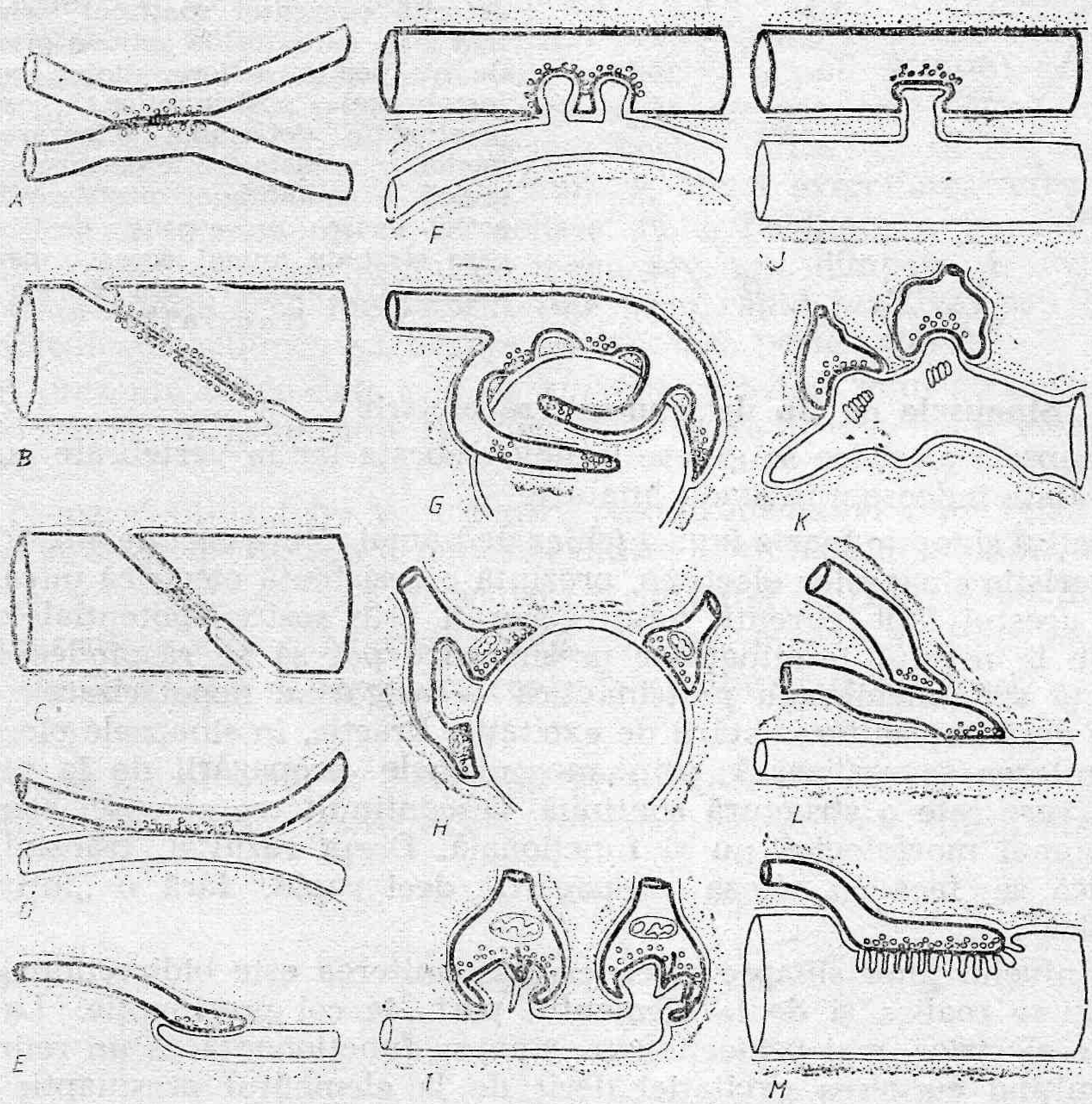


Fig. VIII.10. Imagini schematice elctronomicroscopice ale unor tipuri de sinapse. *Linie îngroșată* — element presinaptic ; *linie subțire* — element postsinaptic ; *contur subțire mărginit de puncte* — infiltrarea tecilor nervoase.

A — sinapsă axo-axonală de celenterat, cu vezicule pe ambele părți (transmitere în ambele sensuri) și fără elemente ale tecilor. *B* — sinapsă septală de oligochet (transmitere în ambele sensuri). *C* — sinapsă septală de crustaceu, ca în B, cu deosebirea că aria sinaptică e mai restrînsă. *D* — sinapsă axo-axonală „en passant", tipică pentru neuropilul ganglionilor de nevertebrate. *E* — terminație axonică pe o dendrită fină în neuropilul nevertebratelor. *F* — sinapsa dintre o fibră gigant și un motoneuron la crustacei ; de notat interdigitațiile membranelor sinaptice ; acest tip de sinapsă are și transmitere electrică, dar într-un singur sens. *G* — arborizații axonale în contact cu soma elementului postsinaptic ; formă tipică pentru celulele cerebrale la vertebrate ; la nevertebrate, această formă e cunoscută numai ca terminații inhibitorii pe celulele senzoriale periferice din organele receptorii din mușchii crustaceilor. *H* — butoni terminali ai arborizațiilor axonale, tipici pentru celulele centrale ale vertebratelor. *I* — sinapse „costate" între celulele cu conuri și dendritele celulelor bipolare din retina vertebratelor. *J* — sinapse dintre fibrele gigantice de cefalopode în ganglionul stelat. *K* — sinapse cu „spini" (axo dendritice) în cortexul vertebratelor, cu specializări postsinaptice. *L* — sinapse seriale : oferă posibilități de inhibiție presinaptică. *M* — terminații neuromusculare specializate la vertebrate (Bullock și Horridge)

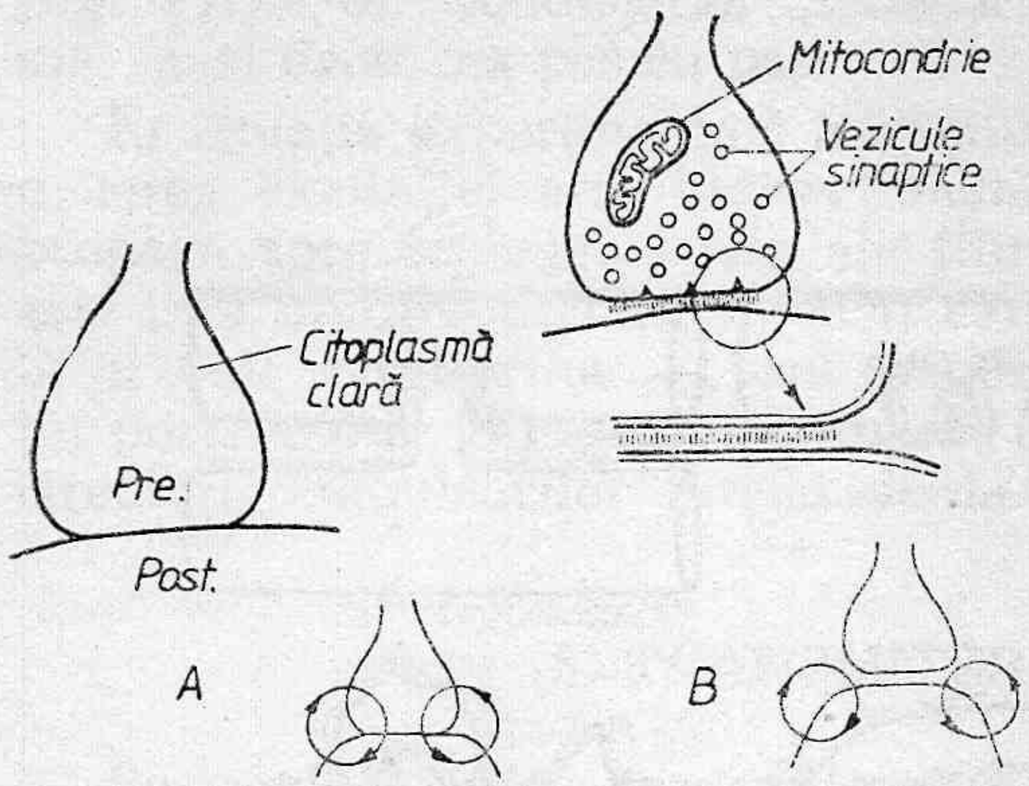


Fig. VIII.11 A — Sinapsă electrică ; datorită joncțiunii strînse, curentul de acțiune trece ușor de la celula presinaptică la cea postsinaptică, pe care o depolarizează. *B :* Sinapsă chimică ; datorită prezenței spațiului sinaptic mai larg, curentul de acțiune presinaptic nu poate acționa direct asupra membranei postsinaptice : curentul presinaptic determină eliberarea de mediator, aceasta crește permeabilitatea ionică a membranei postsinaptice și astfel apare un curent postsinaptic care străbate numai această membrană (Whittaker, din Eckert și Randall).

5.1. Sinapsele cu tip de transmitere electric

Sinapsele electrice se găsesc la nevertebrate iar la vertebrate au fost evidențiate îndeosebi în stadii imature.

Spațiul sinaptic foarte îngust (chiar de numai cîteva zeci de angströmi), caracteristic sinapselor electrice, prezintă o rezistență electrică mică. Datorită acestui fapt, curenții locali generați prin sosirea potențialelor de acțiune la nivelul terminațiilor presinaptice pot să se răspîndească cu ușurință spre membrana postsinaptică — asigurînd depolarizarea acesteia și deci transmiterea stării de excitație. Practic, în sinapsele electrice, transmiterea se realizează prin mecanismele propagării de la nivelul fibrei, care este o structură continuă. Discontinuitatea sinapsei electrice este numai morfologică nu și funcțională. Drept rezultat, transmiterea electrică se face cu viteza propagării, deci rapid, fără o „întîrziere sinaptică".

La nivelul unor sinapse electrice, transmiterea este bidirecțională, ea putîndu-se realiza și de la elementul post- la cel presinaptic. La alte sinapse electrice, mai perfecționate, sinapsa funcționează ca un redresor, nepermițînd curgerea excitației decît de la elementul presinaptic spre cel postsinaptic, deci unidirecțional.

După cum se știe, în organizarea legăturilor interneuronale sau a neuronilor cu efectorii, se întîlnește frecvent această situație, în care un neuron face sinapsă cu numeroase elemente postsinaptice. Sinapsele electrice, prin capacitățile lor de transmitere rapidă și fără modificări a mesajelor, au un rol deosebit în cadrul acestui aranjament „divergent", în activarea rapidă, sincronă, a ansamblului de elemente postsinaptice. Diverse situații reclamă într-adevăr asemenea mobilizări funcționale simultane, instantaneu, iar sinapsele electrice, prin organizarea lor ca simple relee, sînt perfect adecvate pentru satisfacerea acestor necesități.

5.2. Sinapsele cu tip de transmitere chimic

La sinapsele chimice, spațiul sinaptic opune o rezistență electrică mare, ceea ce face ineficient mecanismul curenților locali. Transmiterea în acest caz se realizează prin intermediul unor substanțe, al „mediatorilor" chimici. În esență, lucrurile se petrec în modul următor : sosirea impulsurilor în terminațiile presinaptice determină eliberarea din acestea a mediatorului chimic ; mediatorul, deversat în spațiul sinaptic, acționează specific asupra membranei postsinaptice, modificîndu-i permeabilitatea ; în consecință se produc variații de polarizare a acesteia, ceea

ce duce la transmiterea mesajului. Fiziologia unor astfel de sinapse este în fond fiziologia formării, eliberării și acțiunii mediatorilor.

Pentru ca o substanță să poată fi considerată mediator chimic al impulsului nervos, trebuie îndeplinite o serie de condiții : a) substanța să fie sintetizată și depozitată în elementul presinaptic ; b) să fie eliberată din acesta în urma sosirii la nivelul respectiv a potențialului (potențialelor) de acțiune, în strictă relație cu activarea realizată ; c) să acționeze în mod specific asupra membranei postsinaptice ; d) să fie inactivată prin procese postsinaptice particulare, după exercitarea efectului adecvat ; e) să se evidențieze, în consecință, o facilitare a transmiterii dacă este împiedicat mecanismul de inactivare, sau, dimpotrivă, un blocaj al transmiterii dacă mediatorul este prea rapid inactivat sau dacă este împiedicată acțiunea sa asupra membranei postsinaptice.

Vom prezenta unele date mai de amănunt privind rolul de mediator al acetilcolinei (AC), oprindu-ne îndeosebi asupra fenomenelor electrice sinaptice.

Un preparat utilizat frecvent pentru studiul mediației colinergice este cel al sinapselor de tip placă motorie, dintre terminațiile axonului unui motoneuron somatic și fibra musculară striată (fig. VIII.12). (Joncțiunea neuro-musculară este o sinapsă periferică, dar, în esență, funcționarea sa este similară celei a sinapselor centrale — din centrii nervoși, neuro-neuronale.)

a) AC se sintetizează în elementul presinaptic prin acetilarea colinei sub acțiunea colinacetiltransferazei, folosindu-se energie furnizată de

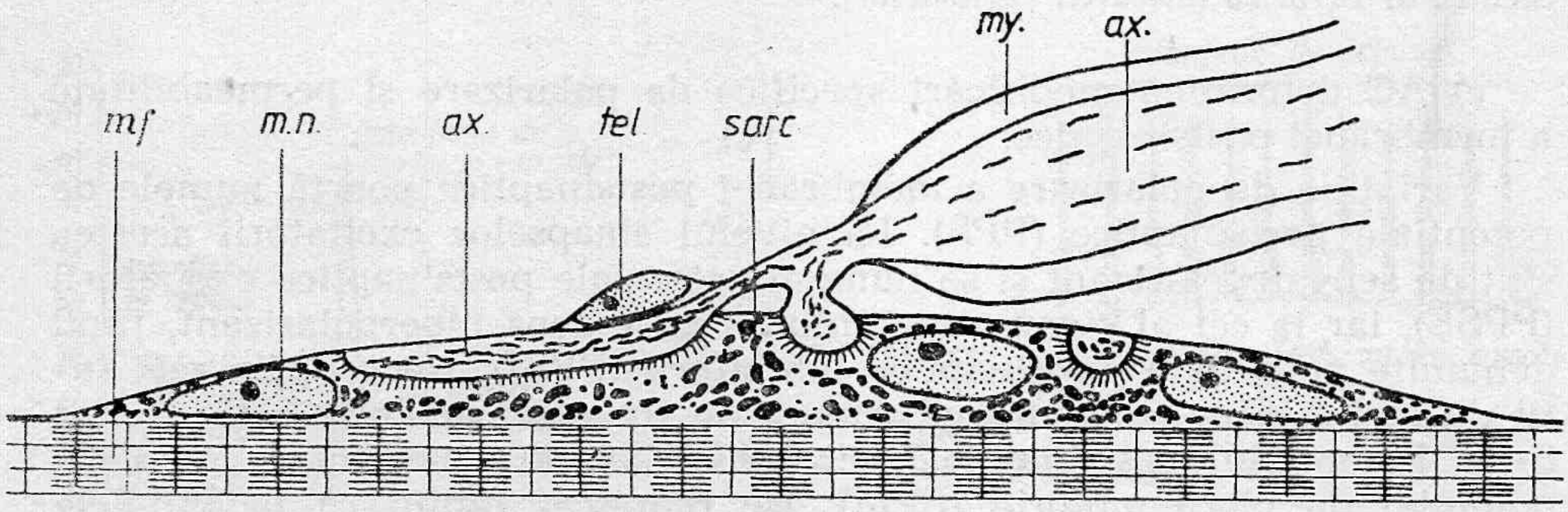


Fig. VIII.12. Joncțiunea neuromusculară cutată la vertebrate. A — imagine schematică la o mărire mai mică. B — secțiune transversală a unei zone de contact :
ax — axoplasmă; *c.f.* — fibrile de colagen ; *j.f.* — cute joncționale; *m.* — mitocondrii ; *mf.* — miofibrile; *m.n.* — nuclei ai fibrelor musculare ; *my.* — teaca de mielină; *sarc.* — sarcoplasmă; *tel.* — teologlie (celulele Schwann terminale); *vez.* — vezicule (Couteaux, Robertson).

mitocondrii. AC astfel formată este depozitată în veziculele presinaptice, provenite din mitocondrii, sau din reticulul endoplasmic, unde e protejată de acțiunea hidrolizantă a acetilcolinesterazei (ACE).

b) AC este eliberată în spațiul sinaptic în urma activării (excitării) terminațiilor presinaptice prin sosirea potențialelor de acțiune la acest nivel.

Există o oarecare eliberare a AC și în condiția de repaus a elementului presinaptic. Veziculele încărcate cu AC se află într-o continuă agitație termică browniană. Datorită acestui fapt ajung să se ciocnească de membrana presinaptică. Atît membrana veziculară cît și cea presinaptică prezintă zone complementare (fig. VIII.13). Dacă aceste zone vin în contact, teritoriile membranale respective fuzionează, veziculele se sparg și își deversează astfel conținutul — AC liberă — în spațiul sinaptic.

Se sparg în felul acesta, spontan, aleatoriu, numai puține vezicule.

Dacă însă elementul presinaptic e excitat, se favorizează alipirea sincronă a unui mare număr de vezicule de zonele corespunzătoare din membrana presinaptică. În consecință, se realizează spargerea simultană a numeroase vezicule și astfel eliberarea unor cantități mult mai mari de AC în spațiul sinaptic.

Asemenea procese depind în mod esențial de creșterea concentrației ionilor de calciu în axoplasma presinaptică. Depolarizarea membranei elementului presinaptic în perioada excitării acestuia face să crească permeabilitatea membranei pentru Ca++, ionii respectivi intrînd în citoplasma presinaptică. Nu se cunoaște bine modul în care Ca++ își exercită acțiunea facilitantă sus-menționată (există date care sugerează, de pildă, că ionii de calciu ar crește fluiditatea citoplasmei, ceea ce ar favoriza mișcarea veziculelor).

c) AC determină modificări specifice de polarizare și permeabilitate a membranei postsinaptice.

Variațiile de polarizare a membranei postsinaptice poartă numele de potențiale postsinaptice (PPS). La nivelul sinapselor excitatorii acestea sînt de sens depolarizant și se numesc potențiale postsinaptice excitatorii (PPSE), iar la cel al sinapselor inhibitorii, de sens hiperpolarizant, fiind denumite potențiale postsinaptice inhibitorii (PPSI). Ne ocupăm mai întîi de PPSE. Sinapsa neuro-musculară de tip placă motorie este excitatorie. Potențialul postsinaptic excitator al acestei joncțiuni se numește potențial de placă motorie (PPM). De remarcat faptul că potențialele postsinaptice au toate trăsăturile potențialelor locale.

Membrana postsinaptică prezintă chiar în repaus ușoare depolarizări — de 0,1—5 mV — dezordonate (fig. VIII.14), care sînt denumite potențiale postsinaptice excitatorii miniaturale și se notează mPPSE (în cazul exemplului nostru — mPPM). Potențialele miniaturale sînt datorate cantităților mici de AC care se eliberează în repaus, prin spargerea spontană a veziculelor din terminațiile presinaptice. De remarcat faptul că veziculele sînt egale între ele ca dimensiuni și în ce privește încărcarea cu mediator. Cel mai mic potențial postsinaptic miniatural este provocat de cantitatea de AC care se găsește într-o singură veziculă presinaptică și care corespunde unui număr de 10^5 molecule de mediator. Încărcătura unei singure vezicule este considerată o cuantă de mediator. Descărcarea de mediator este deci cuantică, ea desfășurîndu-se sub forma acestor mici unități discrete. Într-un moment dat se poate realiza elibera-

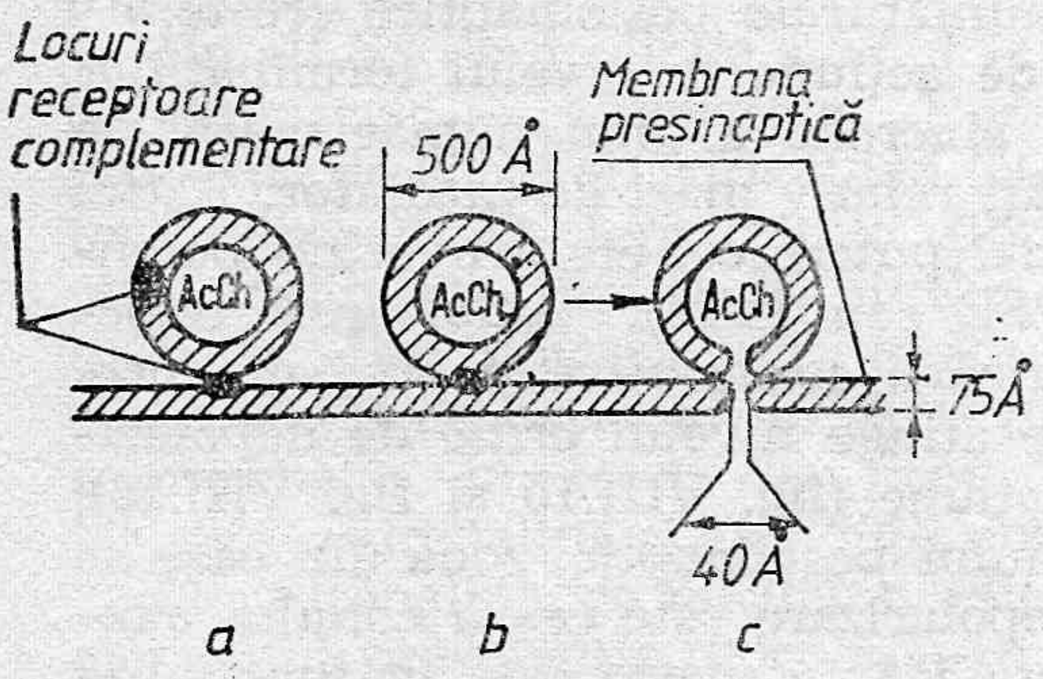


Fig. VIII.13. Reprezentarea schematică a procesului de atașare a veziculelor cu mediatori chimici de membrana presinaptică. *a* — ciocnire neeficientă datorită necorespondenței locurilor receptorii de pe veziculă și membrana presinaptică ; *b* — ciocnire eficientă, urmată de *c* — fuziune și exocitoză (V a s i l e s c u și M ă r g i n e a n u).

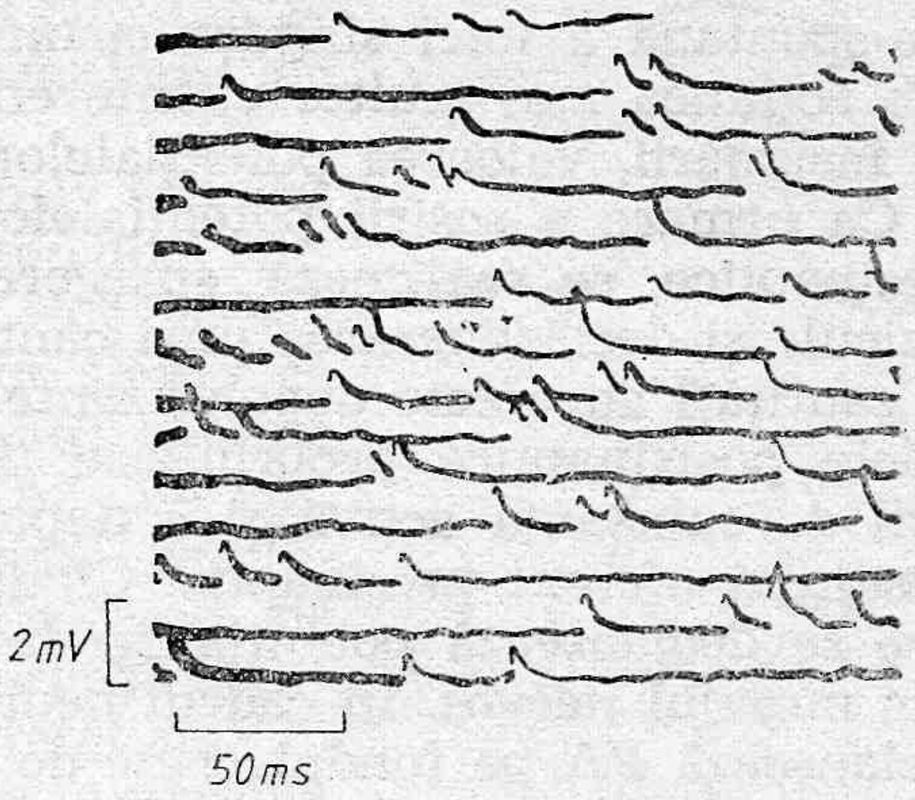


Fig. VIII.14. Potențiale miniaturale de placă motorie (F a t t și K a t z).

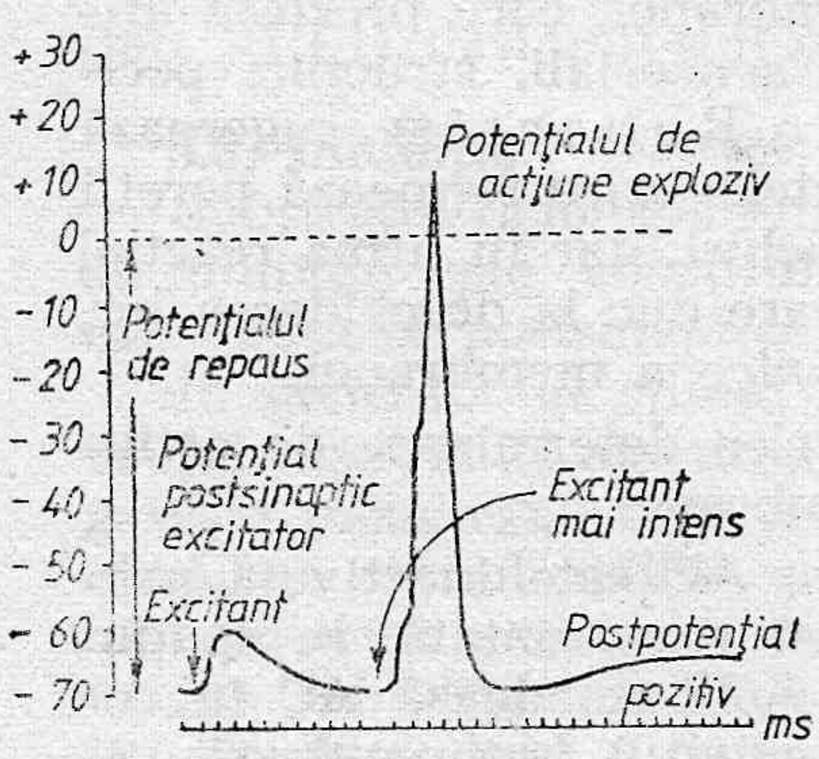


Fig. VIII.15. Generarea potențialului de acțiune pe un anumit fond de depolarizare postsinaptică. La o stimulare presinaptică subliminală *(excitant)* apare potențialul postsinaptic excitator (PPSE), care are caracter local și nu se propagă. Stimularea mai intensă determină un PPSE mai amplu ; dacă această depolarizare mai puternică a membranei atinge o anumită valoare, pe ea se grefează potențialul de acțiune, propagabil (B a c i u).

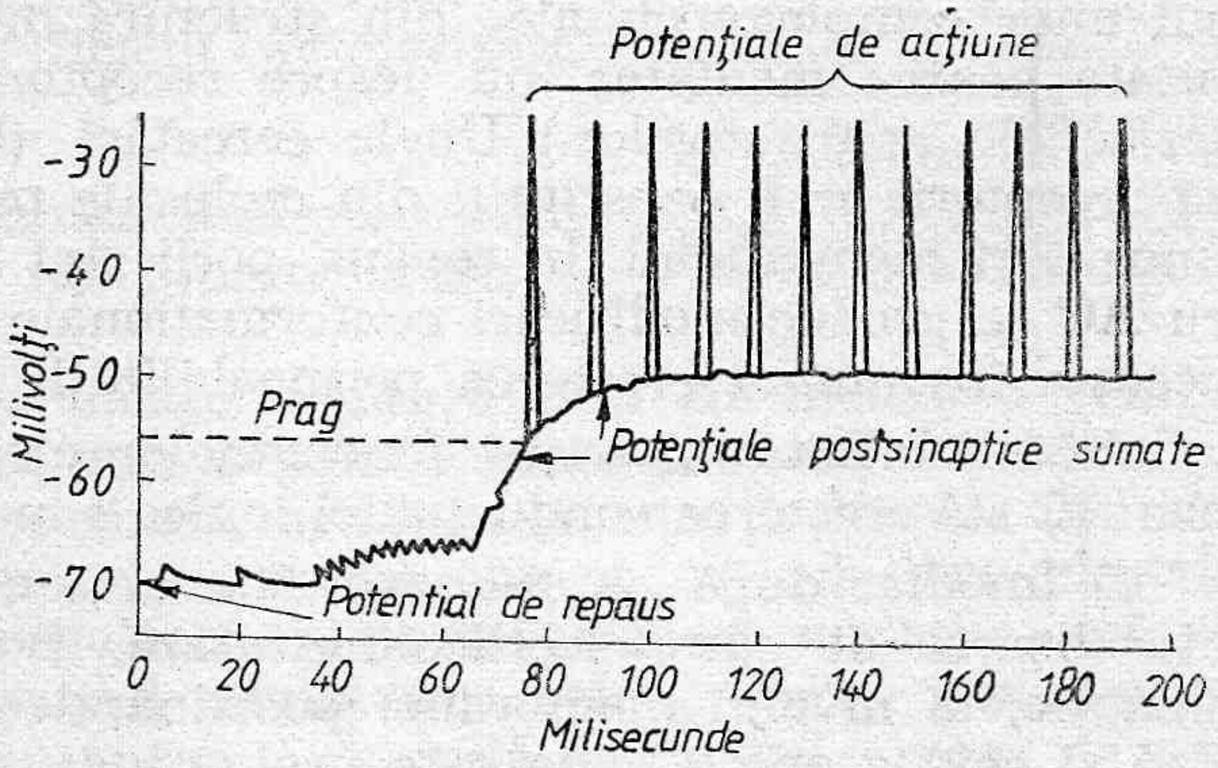


Fig. VIII.16. Descărcarea unei serii de potențiale de acțiune postsinaptice. Se evidențiază și sumarea potențialelor postsinaptice excitatorii cînd acestea apar la intervale adecvate (sub 3 ms.). La un anumit grad de depolarizare prin însumarea PPSE, se descarcă mai multe potențiale de acțiune — un mesaj (B a c i u).

rea spontană a unei singure cuante de substanță activă sau a cîtorva. Sub acțiunea mai multor cuante eliberate simultan, datorită fenomenului însumării, valoarea potențialelor miniaturale postsinaptice crește.

Ca urmare a sosirii potențialelor de acțiune la nivelul terminațiilor presinaptice, se realizează spargerea sincronă a unui număr mare de vezicule și deci eliberarea unei cantități relativ mari de mediator. Astfel de cantități au efecte depolarizante mai puternice, ele provocînd potențialele postsinaptice propriu-zise (PPSE sau PPM). Amploarea eliberării de substanță activă și a depolarizării consecutive depind de forța mesajului aferent presinaptic. Cînd se atinge nivelul critic de depolarizare se declanșează potențialele de acțiune (fig. VIII.15 și fig. VIII.16), deci mesajul nervos. În cadrul neuronului postsinaptic, zona din care se declanșează PA pe fondul critic de depolarizare este cea a conului axonal, a primului nod Ranvier. Frecvența PA în mesaj este în funcție de valoarea PPSE și deci de intensitatea stimulării aferente. Se impune în mod pregnant asemănarea fenomenelor informaționale sinaptice cu cele receptoriale. (De altfel, după cum am văzut, conexiunea dintre receptor și fibra nervoasă senzitivă care îi este distribuită, este tot de tip sinaptic). Potențialele postsinaptice sînt omoloage celor generatorii, ambele fiind de tip local și reprezentînd modalități de codificare analogică, transformabilă în codificarea digitală a mesajului nervos. De remarcat că în cadrul unui traseu nervos care cuprinde mai multe bariere sinaptice, această succesiune de forme de codificare — digital—analogic—digital — se desfășoară la nivelul fiecărei joncțiuni.

S-a evidențiat faptul că mediatorul eliberat în spațiul sinaptic se leagă de receptori specifici distribuiți din loc în loc pe fața externă a membranei postsinaptice. (Este vorba, evident, despre receptori în sensul unor complexe chimice din structura membranei, care prezintă afinitate pentru mediator, nu despre receptorii senzoriali, structuri periferice ale analizatorilor.) Unele cercetări (D e R o b e r t i s) sugerează că receptorii ar fi constituiți din molecule proteice care formează pereții unor pori membranali. În repaus, porii sînt închiși, dar în urma reacției cu AC se produc modificări conformaționale care duc la deschiderea lor, aceasta însemnînd creșterea permeabilității ionice a membranei.

Astfel, la baza apariției fenomenelor electrice determinate de acțiunea AC stă creșterea conductanței ionice a membranei.

d) Imediat după ce și-a exercitat acțiunea, AC este inactivată prin hidrolizarea de către acetilcolinesterază, bogat reprezentată în spațiul sinaptic, la nivelul membranei postsinaptice. ACE scindează AC în colină și acid acetic. Colina este preluată de elementul presinaptic și utilizată la sintezele ulterioare de AC.

e) Sub acțiunea inhibitorilor enzimei hidrolizante (ai ACE), de tipul, de pildă, al alcaloidului fizostigmina, un mesaj presinaptic are un efect mai puternic și mai prelungit asupra elementului postsinaptic, ceea ce are semnificația unei facilitări a trasmiterii sinaptice.

Dacă este împiedicată legarea AC de receptorii postsinaptici, este blocată și transmiterea sinaptică. O astfel de condiție poate fi realizată cu ajutorul curarei, substanță care, datorită asemănării structurale cu AC, intră în competiție cu aceasta în legarea de receptorii postsinaptici de AC. Complexul receptor — curara nu determină excitarea membranei postsinaptice și în același timp împiedică legarea AC. Din punct de vedere electric se constată că pe măsura instalării acțiunii curarei, crește

progresiv latența și scade amplitudinea potențialelor postsinaptice, ajungîndu-se pînă la anularea lor (fig. VIII.17).

Un alt tip de mediație studiat intensiv este cel noradrenergic — adrenergic. Noradrenalina (în proporție de 95%) și adrenalina (5%) sînt mediatori eliberați de terminațiile fibrelor simpatice postganglionare, dar și la nivelul unor sinapse centrale. De remarcat că aceste substanțe sînt elaborate și ca hormoni de către glanda medulosuprarenală, în acest caz proporțiile fiind de 80—90% adrenalină și 10—20% noradrenalină.

Noradrenalina, ca mediator, este sintetizată în elementul presinaptic pornindu-se de la tirozină și trecîndu-se prin dopa și dopamină, și acumulată în vezicule presinaptice. De aici este descărcată în spațiul sinaptic, urmînd să interacționeze cu receptorii postsinaptici. Inactivarea se realizează pe două căi. Pe de o parte, substanța este metilată sub acțiunea catecol-O-metil-transferazei (COMT), în spațiul sinaptic. Pe de altă parte, substanța este reabsorbită activ în elementul presinaptic, unde este utilizată pentru încărcarea a noi vezicule sau este degradată prin oxidare sub acțiunea monoaminoxidazei (MAO).

Adrenalina, care se formează prin metilarea noradrenalinei, are aceleași căi de inactivare.

Au fost evidențiați și numeroși alți mediatori (tab. VIII.1), deși unii sînt insuficient caracterizați.

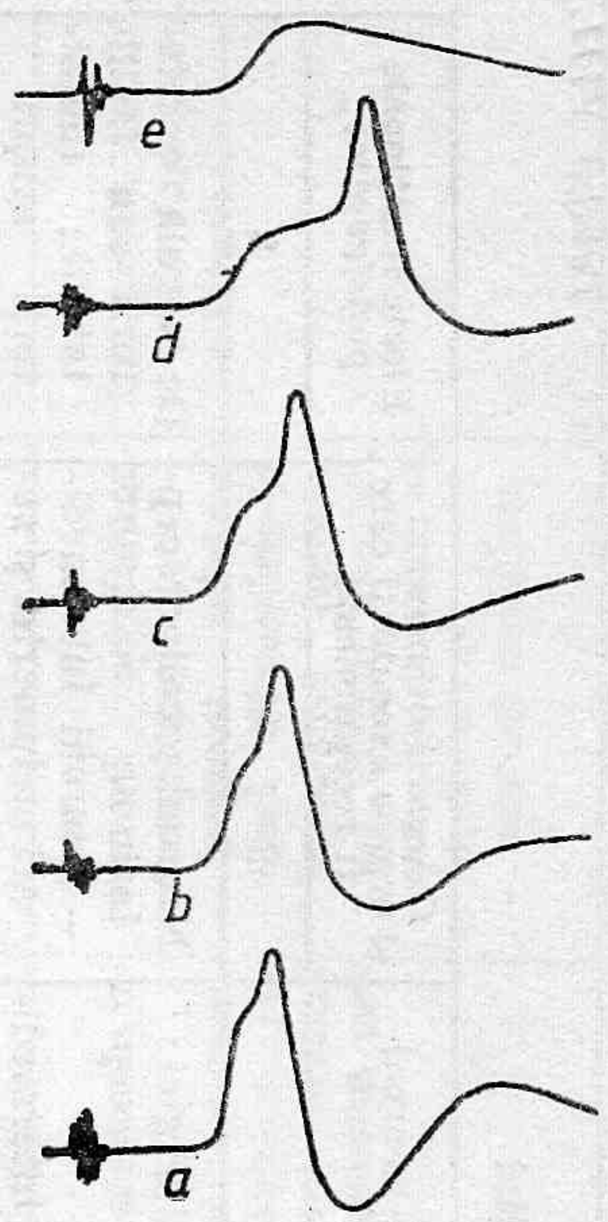


Fig. VIII.17. Potențiale înregistrate la nivelul unei plăci motorii la *Hyla aurea*, ca urmare a stimulării fibrei nervoase motorii :
a — înainte de curarizare ; *b—e* — fazele inițiale de instalare a acțiunii curarei. Se remarcă diminuarea amplitudinii potențialului de placă motorie și creșterea latenței potențialului de acțiune muscular. În *e*, nu se înregistrează decît potențialul de placă motorie (Kuffler).

5.3. Inhibiția

Substratul fiziologic fundamental al procesului de inhibiție este constituit de hiperpolarizarea membranelor postsinaptice.

În general, un stimul își începe acțiunea prin zdruncinarea echilibrului electric al membranei, prin depolarizarea acesteia. Dacă stimulul găsește membrana ușor depolarizată, acțiunea sa este facilitată. Dimpotrivă, un stimul aplicat asupra unei membrane cu un echilibru electric mai puternic exprimat, hiperpolarizată, poate chiar să nu reușească să excite. Inhibiția înseamnă tocmai diminuarea sau anularea răspunsului la stimulare. Încă o dată, mecanismul de bază al acestui proces de excepțională importanță biologică, de însemnătate egală cu a celui de excitație, este hiperpolarizarea membranelor — în mod special a celor postsinaptice.

Există, după cum bine se știe, sinapse inhibitorii. Astfel de sinapse posedă îndeosebi transmitere chimică. Mesajul presinaptic determină eliberarea de mediator care acționînd asupra membranei postsinaptice o hiperpolarizează. Condiția respectivă, care poartă numele de potențial postsinaptic inhibitor (PPSI), se exprimă osciloscopic printr-o coborîre a spotului sub nivelul liniei care marchează potențialul de repaus. Ca și în cazul PPSE, se pot realiza PPSI miniaturale sau propriu-zise.

Tabelul VIII.

Principalii mediatori chimici sinaptici

Mediator confirmat	Precursor	Enzimă sintetizantă	Enzimă inactivantă	Produs inactiv	Categorii de neuroni care îi eliberează	Categorii de neuroni și organe executorii care îi recepționează	Efecte funcționale postsinaptice
1	2	3	4	5	6	7	8
Acetilcolină	Colină	Colinacetilază	Acetilcolinesterază	Colină	Neuroni colinergici : — neuroni receptori ; — neuroni intermediari metamerici și suprametamerici — neuroni efectori motori periferici, preganglionari S și P ganglionari P, ganglionari S pentru glandele sudoripare și vasele mușchilor striați (S = simpatic ; P = parasimpatic)	Neuroni colinoreceptori : — neuroni intermediari metamerici și suprametamerici — neuroni efectori motori periferici preganglionari S și P ganglionari S și P Organe executorii : — mușchi striați ; — organe executorii vegetative inervate P (cord, mușchi netezi, glande exocrine, unele glande endocrine) și inervate S de fibre colinergice (glande sudoripare ; vase ale mușchilor striați)	De regulă excitatorii sau facilitatorii ; inhibitorii asupra „pacemakerului" cardiac (*Pacemaker :* structură care impune un ritm funcțional — de exemplu nodul sinusal din țesutul excito-conductor cardiac)
Noradrenalină	Dopamină	Dopamin-betahidroxilază	Monoaminoxidază (MAO) Catecol-0-metiltransferază	Acid vanilmandelic (VMA) Normatoxiadrenalină (NMA)	Neuroni noradrenergici ; — sistemul neuronilor intermediari noradrenergici ai trunchiului cerebral (zona laterală bulbopontomezencefalică, nucleul locus coeruleus)	Neuroni noradrenalinoreceptori : — sistem limbic — neocortex — cerebel — măduva spinării — neuroni preganglionari	De regulă excitatorii

Tabelul VIII.1 (continuare)

1	2	3	4	5	6	7	8
					— neuroni efectori ganglionari S noradrenergici	Organe executorii: — organe executorii vegetative inervate de fibre postganglionare simpatice noradrenergice	
Dopamină	L-Dopa	L-Dopadecarboxilază	Monoaminoxidază (MAO) Catecol-0-metil transferază	Acid 3,4 dihidroxifenilacetic 3-metoxitiramină	Neuroni dopaminergici: — sistemul neuronilor dopaminergici mezencefalici și ai substanței negre — neuroni hipotalamici tuberieni — neuroni intermediari retinieni — neuroni intermediari ai unor ganglioni simpatici — neuroni intermediari ai bulbului olfactiv	Neuroni dopaminoreceptori: — Neostriat — Sistem limbic — Infundibul	
Serotonină	5-hidroxitriptofan	Aromatic-1 aminoacid decarboxilază	Monoaminoxidază (MAO)	Acid 5-hidroxiindolacetic (5-HIAA)	Neuroni serotoninergici: — sistemul neuronilor serotoninergici ai trunchiului cerebral (nucleii rafeului median)	Neuroni serotoninoreceptori: — neuroni intermediari diencefalo-telencefalici (neocortex, sistem limbic, neo- și paleostriat, hipotalamus) — neuroni medulari	În special inhibitorii dar și excitatorii

Tabelul VIII.1 (continuare)

1	2	3	4	5	6	7	8
Acidul γ-aminobutiric (GABA)	Acidul glutamic	Decarboxilaza acidului glutamic			Neuroni GABA-ergici: — celulele Purkinje din cerebel — neuroni intermediari din globul palid, hipocamp — neuroni intermediari retinieni	Neuroni GABA-receptori: — neuroni intermediari suprametamerici nucleii cerebelului substanţa neagră cortex cerebral talamus	Inhibiţie presinaptică
Mediator probabil sau posibil							
Glicina					Neuroni glicinergici: — neuroni intermediari metamerici	Neuroni glicinoreceptori: — neuroni motori periferici	Inhibiţie postsinaptică
Acidul 1-glutamic							Excitator pe cortextul cerebral
Acidul 1-aspartic							Excitator pe cortextul cerebral
Taurina						Prezentă în terminaţii nervoase din cortexul cerebral şi cerebel	Posibil inhibiţie postsinaptică
Histamina	Histidină	Histidindecarboxilaza					

Modulatori ai transmisiei sinaptice	
Prezente în terminații nervoase din creier și măduvă	Prezentă în SNC (substanța neagră, hipotalamus) și în rădăcinile dorsale
	Neuroni motori periferici

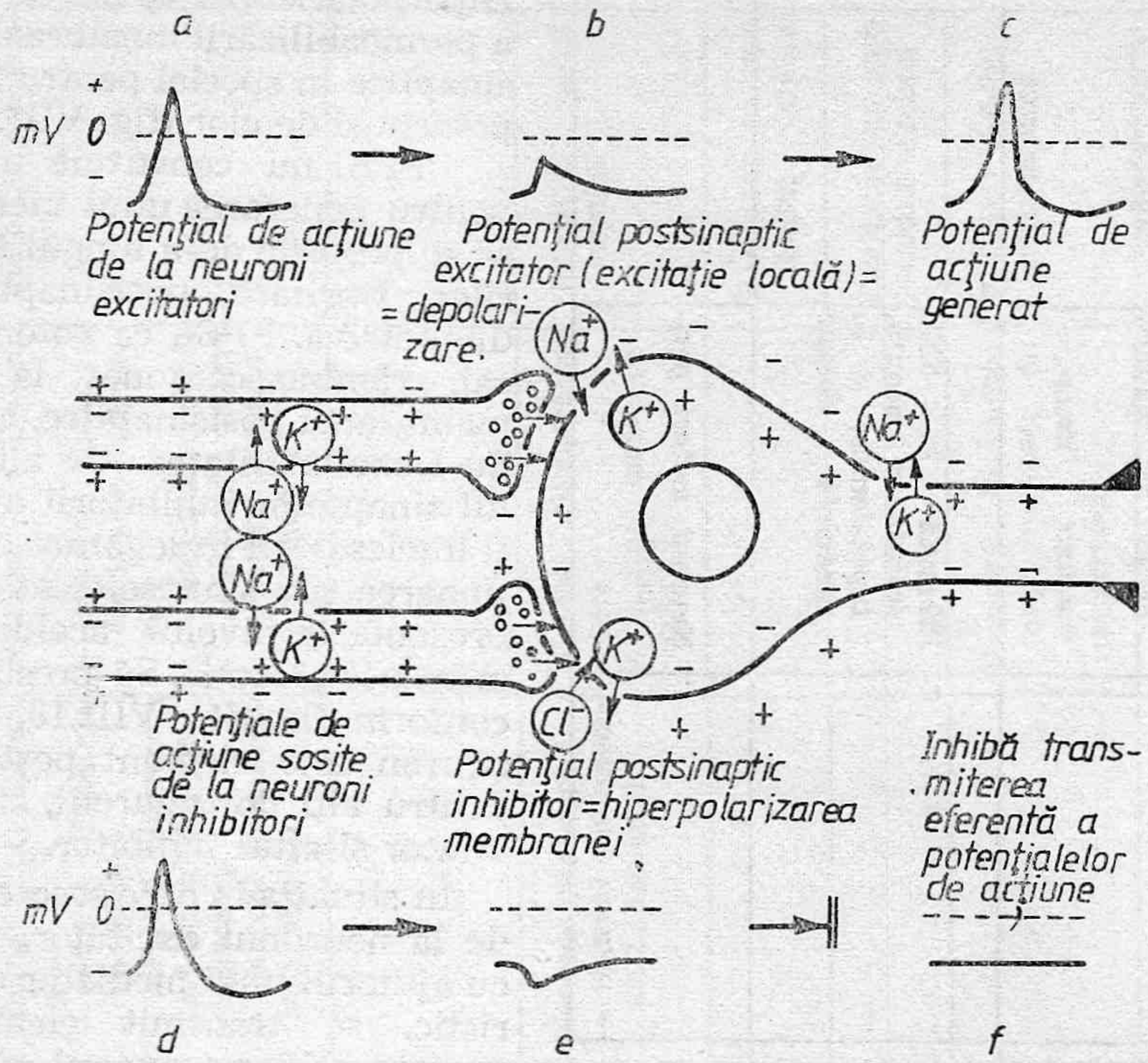


Fig. VIII.18. Reprezentarea schematică a modului de funcționare a sinapselor excitatorii și inhibitorii (B a c i u).

tr-adevăr inhibiție, iar neuronul care o provoacă (aducînd un mesaj constituit din stări de excitație), pe drept cuvînt poate fi denumit inhibitor. Inhibiția poate apare și în cazul sosirii simultane de mesaje excitatorii și inhibitorii, în această împrejurare contînd forța relativă a mesajelor respective. Fiecare mesaj produce propriul său potențial postsinaptic. Apar astfel un PPSE și un PPSI. Deși sînt inițiate în locuri diferite, cele două tipuri de variații electrice, propagîndu-se în zone apropiate se pot însuma. Se realizează o însumare algebrică. Dacă rezultatul acestei operații este o hiperpolarizare a membranei, sau o depolarizare subcritică, nu se transmite mesajul excitator. Mesajul excitator se transmite dacă rezultatul este o depolarizare critică, forța mesajului propagat de elementul postsinaptic fiind corelată cu amploarea depolarizării locale peste nivelul critic.

A fost evidențiat și un mecanism de blocare a transmiterii sinaptice prin procese caracteristice desfășurate la nivelul terminațiilor presinaptice — este vorba despre „inhibiția presinaptică".

Se cunosc o serie de mediatori inhibitori (v. tab. 1). Unii au numai un astfel de rol — este cazul, de pildă, al glicinei sau al acidului gama-aminobutiric (GABA). Alte substanțe pot exercita efecte fie excitatorii, fie inhibitorii. Este cazul, de exemplu, al acetilcolinei. AC, ca mediator parasimpatic postganglionar, este, după cum se știe, stimulator al fibrelor musculare netede intestinale, dar inhibitor al fibrelor miocardice. Într-un același loc, substanța exercită acțiuni de același tip. Efectul excitator

sau inhibitor depinde de natura formațiunilor receptorii. Legarea mediatorului de un tip de receptor duce la depolarizarea membranei postsinaptice, iar legarea de alt tip de receptor, la hiperpolarizare.

Transmiterea „chimică" este considerabil mai complexă decît cea electrică, ea fiind constituită din multiple procese de transformare a mesajelor, a codificării. O consecință a acestui fapt este apariția „întîrzierii" sinaptice : joncțiunile sinaptice chimice impun consumarea unui interval de timp mai mare pentru a fi străbătute de mesaje, decît cele electrice.

6. FUNCȚIILE INTEGRATIVE ALE SINAPSELOR

Integrarea înseamnă unirea părților componente ale unui ansamblu într-un tot unitar, ale cărui însușiri, datorită interrelațiilor, sînt diferite de suma însușirilor componentelor considerate izolat ; părțile, în cadrul sistemului integrat dobîndesc proprietăți pe care nu le aveau în afara sistemului.

Integrarea nervoasă are un rol deosebit în asigurarea funcționării unitare a organismului, în realizarea răspunsurilor complexe ale organismului ca întreg, la acțiunea stimulatorie exercitată de modificările de asemenea complexe și permanent variabile ale mediului.

În desfășurarea activităților integrative ale sistemului nervos, mecanismele transmiterii sinaptice — îndeosebi chimice — au o pondere majoră. Expresia esențială a proceselor sinaptice poate fi urmărită pe un model alcătuit dintr-un neuron care primește mesaje de diferite naturi, unele excitatorii, altele inhibitorii, pe multiple fibre presinaptice : un astfel de neuron emite un singur mesaj de ieșire (pe calea axonului său), diferit de mesajul complex de intrare, dar în funcție de acesta (fig. VIII.19 ; v. și fig. VIII.18. (O asemenea organizare a legăturilor interneuronale este extrem de răspîndită în sistemul nervos.) La baza realizării acestui act într-adevăr integrativ, de adunare a mai multor componente diferite (multiplele mesaje de intrare, presinaptice), într-un singur fenomen (mesajul de ieșire, postsinaptic), stau fenomenele de sumație algebrică a potențialelor postsinaptice, despre care am vorbit mai sus. Astfel de pro-

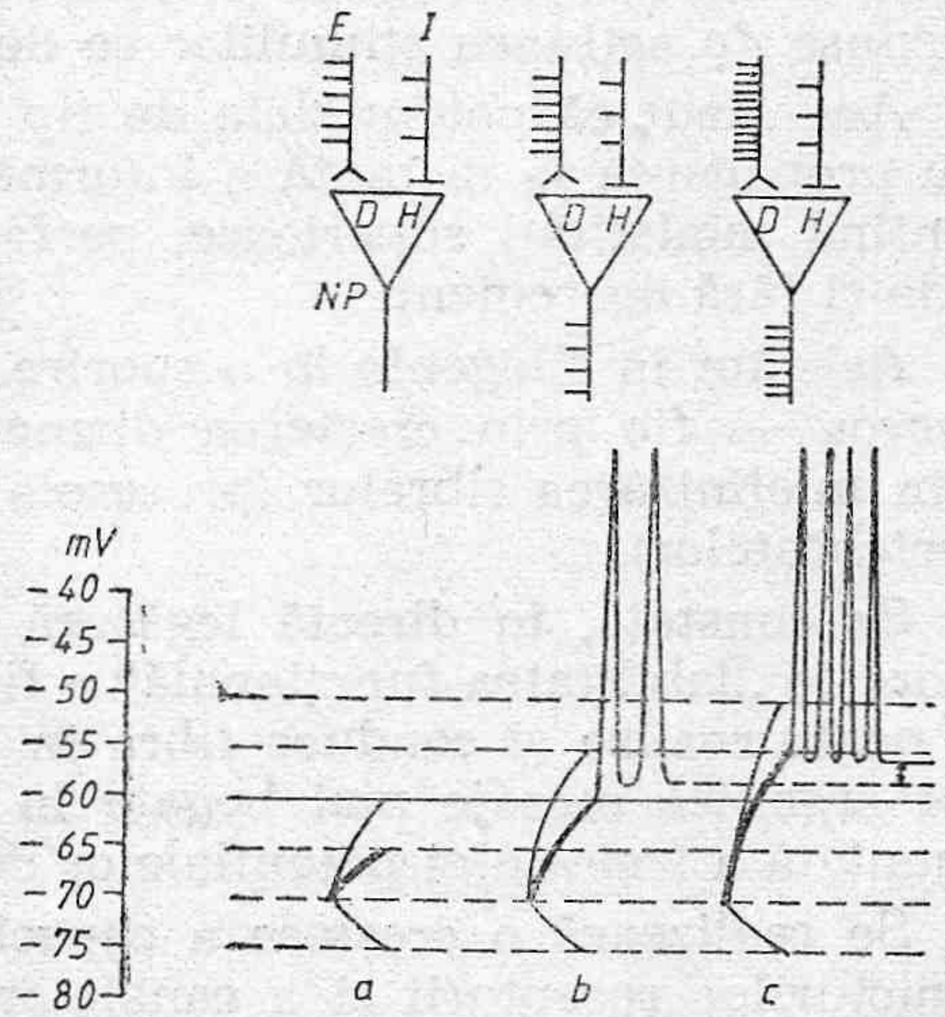


Fig. VIII.19. Schema fenomenelor integrative sinaptice :

Sus : E — terminație presinaptică excitatorie ; *I* — terminație presinaptică inhibitorie ; *D* — depolarizare ; *H* — hiperpolarizare ; *NP* — neuron postsinaptic. Liniile orizontale perpendiculare pe traiectul fibrelor reprezintă potențiale de acțiune organizate în mesaje.

Jos : valorile modificărilor de potențial produse în membrana postsinaptică în urma a diferite mesaje presinaptice ; *PR* = —70 mV ; depolarizarea critică (prag) = —60 mV ; cu linie groasă, trasat rezultatul însumării efectelor depolarizante și hiperpolarizante de diferite valori ; în *a* — absența descărcării de PA (depolarizarea rezultată e subcritică) ; în *b* — descărcare de frecvență mai joasă, iar în *c* — de frecvență mai ridicată, în funcție de nivelul peste prag al depolarizării rezultate.

cese de însumare se aplică într-adevăr tuturor intrărilor informaționale, din fiecare moment. Este evident că mesajul de ieșire constituie o „decizie“ adecvată informațiilor recepționate. Integrarea sinaptică reprezintă totodată un proces de transformare, de prelucrare a informației. „Decizia“ luată poate constitui la rîndul ei unul din mesajele de intrare pentru un alt neuron, căruia i se furnizează astfel date deja prelucrate de etajele precedente.

Foarte numeroase fenomene integrative întîlnite la nivelul centrilor nervoși (cum ar fi cele de facilitare, ocluzie, postdescărcare, reverberație, recrutare, iradiere, inducție etc.) se explică în esență prin procese sinaptice, forma lor particulară fiind datorată modurilor diferite de interconectare neuronală, în diverse tipuri de circuite și rețele.

7. CONSIDERAȚII FILOGENETICE

Problemele discutate în cadrul acestui capitol fac parte din sfera largă a reactivității. (Cuprindem în noțiunea de reactivitate, pe de o parte excitabilitatea, iar pe de alta, capacitatea de realizare a răspunsurilor efectorii, adecvate stimulului.)

Reactivitatea este o însușire care în lumea vie — îndeosebi în cea animală — a cunoscut o spetaculoasă evoluție. O etapă de excepțională importanță în acest sens a fost atinsă odată cu constituirea sistemului nervos, sistem integrator de ordin superior, care operează cu procese informaționale caracteristice. Progresiunea a continuat însă prin complexificarea filogenetică morfofuncțională a sistemului nervos.

Continuînd și dezvoltînd procese anterioare, se constată în filogenia sistemului nervos o perfecționare a mecanismelor membranale de recepționare a stimulilor, de generare a mesajelor, de prelucrare a acestora.

Creșterea excitabilității nervoase în filogenie poate fi urmărită prin prisma mai multor parametri. Se constată o coborîre a pragului inferior. Totodată, ridicîndu-se pragul superior, al intensităților maxime de stimulare pe care structurile le pot suporta, s-a lărgit zona de reactivitate, a crescut ceea ce s-ar putea numi „capacitatea de lucru“ a structurilor. Se realizează o creștere remarcabilă a vitezelor de reacție. Astfel, scade cronaxia, se reduce perioada de latență, modificările de potențial produse de acțiunea stimulilor se desfășoară mai rapid.

Am văzut că potențialele de tip local sînt filogenetic primitive, pentru propagarea la distanță a informațiilor potențialele de acțiune reprezentînd modalități superioare, perfecționate, datorită vehiculării lor rapide și fără decrement.

Asistăm în filogenie la o sporire a vitezei de conducere a impulsului nervos — fie prin creșterea diametrului fibrelor (la nevertebrate), fie prin mielinizarea fibrelor (procesele perfecționate, de miniaturizare, ale vertebratelor).

Se constată, în directă legătură cu lărgirea ariei de reactivitate, că sporește „labilitatea funcțională“ a fibrelor (numărul de impulsuri pe care le poate realiza și conduce fibra în unitatea de timp). În felul acesta se pot organiza mesaje mai bogate în informație, printr-o modulare mai nuanțată a frecvenței potențialelor de acțiune.

Se realizează o creștere a capacităților de analiză prin diferențierea structurilor receptorii și a canalelor senzoriale ale analizatorilor.

Există date care atestă și o perfecționare a mecanismelor sinaptice, de pildă în sensul creșterii vitezei și fineței proceselor respective.

Activitățile de importanță majoră, de prelucrare a informației se perfecționează prin creșterea numărului de neuroni și a legăturilor sinaptice în cadrul unor lanțuri, rețele, circuite neuronale adecvat organizate, prin diferențierea și în același timp corelarea funcțională corespunzătoare a centrilor nervoși.

Evoluția reactivității nervoase, care pornește de la perfecționarea proceselor relativ elementare ale organizării mesajelor nervoase, a avut un rol de prim ordin în evoluția generală a lumii animale.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Neștianu, V., Crighel, E. *Cercetări electrografice recente în fiziologia scoarței cerebrale.* În „Culegere de studii și monografii de neurologie", vol. I. Ed. Academiei R. S. România, București, 1959.

Strungaru, G. *Fiziologie animală.* Tipografia Universității, București, 1982.

Strungaru, G., Pop, M., Hefco, V. *Fiziologie animală.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1983.

Vasilescu, V., Mărgineanu, D. G. *Introducere în neurobiofizică.* Ed. Științifică și Enciclopedică, București, 1979.

Volanschi, D., Sterescu-Volanschi, Margareta. *Integrarea nervoasă și tulburările ei.* În „Fiziopatologie" (sub red. M. Saragea). Ed. Academiei R. S. România, 1981.

IX. NERVII CRANIENI ȘI PARASIMPATICUL CRANIAN LA OM

Nervii cranieni sau cerebrali se nasc în encefal, emerg din acesta pe fața ventrală a sa și străbat apoi orificiile craniului pentru a se distribui în teritoriile stabilite genetic. Ei sînt în număr de 12 perechi care se numerotează cu cifre romane după cum urmează : I — „nervul“ olfactiv (senzitiv) — telencefalic ; II — „nervul“ optic (senzorial) — diencefalic ; III — nervul oculo-motor comun (motor) — mezencefalic ; IV — nervul patetic sau trohlear (motor) — mezencefalic ; V — nervul trigemen (mixt) — rombencefalic — cu originea părții motorii în punte, iar a celei senzitive în ganglionul Gasser ; VI — nervul oculo-motor extern sau abducens (motor) — metencefalic ; VII — nervul facial (mixt) — rombencefalic — cu originea părții motorii în punte, iar a celei senzitive în ganglionul geniculat ; VIII — nervul statoacustic sau acustico-vestibular (senzorial) — cu o componentă vestibulară avînd originea în ganglionul Scarpa și o componentă auditivă cu originea în ganglionul Corti ; IX — nervul glosofaringian (mixt), cu originea părții motorii în bulb (nucleul ambiguu), iar a celei senzitive în ganglionii Andersch și Ehrenritter ; X — nervul vag sau pneumogastric (mixt), cu originea părții motorii în bulb (nucleul ambiguu), iar a părții senzitive în ganglionii jugular și plexiform (nodos) ; XI — nervul spinal sau accesoriul Willis (motor), cu originea în bulb (nucleul ambiguu) ; XII — nervul hipoglos (motor) cu originea în trigonul hipoglosului (aripa albă internă) din bulb (fig. IX.1).

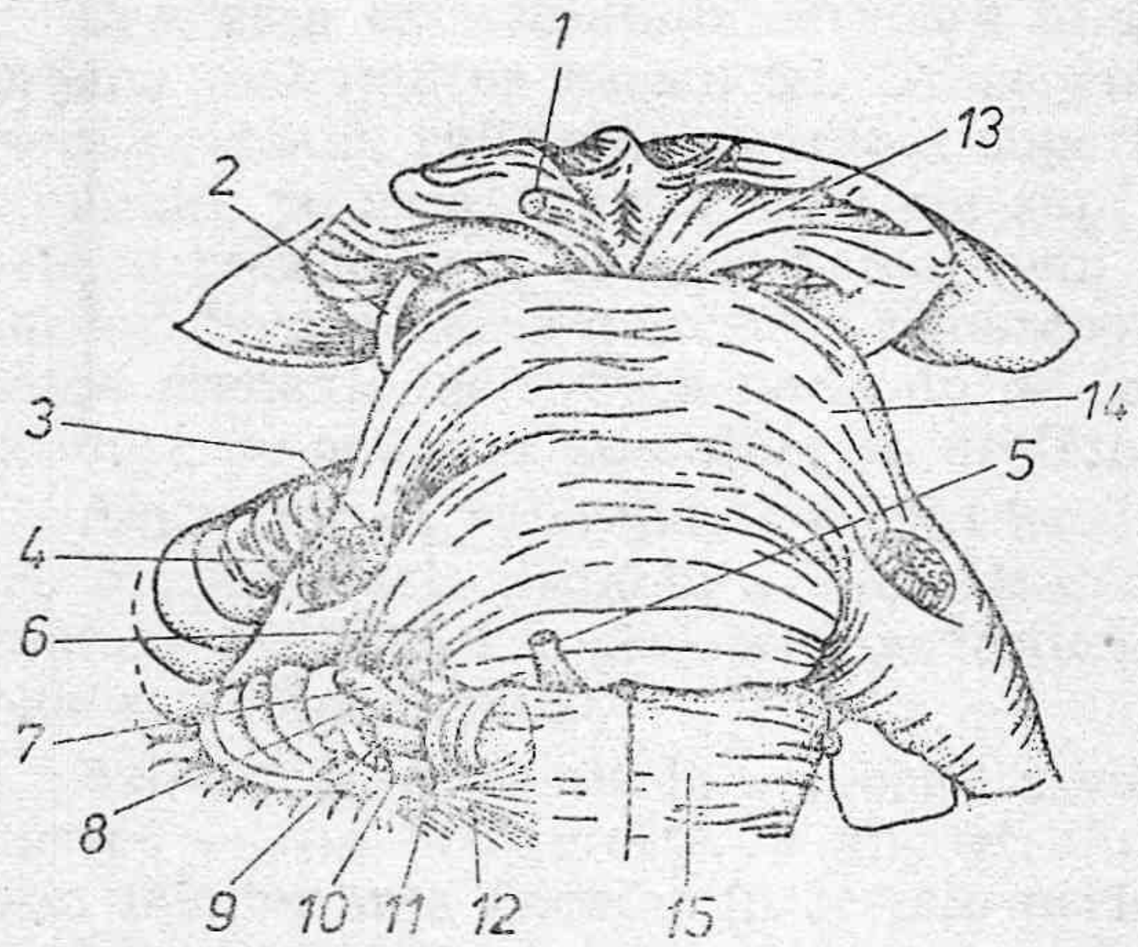


Fig. IX.1. Emergența nervilor cranieni (după Testut și Latarjet) :

1 — nerv oculomotor comun (III) ; *2* — n. patetic (IV) ; *3* — n. trigemen (V) — partea motoare ; *4* — n. trigemen (V) — partea senzitivă ; *5* — n. oculomotor extern (VI) ; *6* — n. facial (VII) — partea motoare ; *7* — n. facial (VII) — partea senzitivă sau n. Wriesberg ; *8* — n. statoacustic (VIII) ; *9* — n. glosofaringian (IX) ; *10* — n. pneumogastric (X) sau vag ; *11* — n. spinal (XI) ; *12* — n. hipoglos (XII) ; *13* — peduncul cerebral ; *14* — puntea ; *15* — bulbul rahidian.

După cum reiese din enumerarea de mai sus, nervii cranieni motori și partea motoare a celor micști își au originea în nucleii trunchiului cerebral ; axonii neuronilor din acești nuclei constituiesc nervul propriu-zis.

Nervii senzitivi și părțile senzitive ale celor micști își au originea într-un gan-

glion situat în afara trunchiului cerebral ; ei sînt formați din dendritele neuronilor ganglionari, în timp ce axonii acestora abordează trunchiul cerebral și fac sinapsă cu nucleii de primă stație situați în acesta.

Nervii micști conțin evident atît componente motorii, cît și senzitive, întocmai ca nervii spinali sau rahidieni.

Cu excepția primelor două perechi de nervi cranieni, care de fapt nu sînt nervi propriu-ziși, nervii motori și componentele motorii ale celor micști se dezvoltă în directă corelație cu musculatura. De asemenea, nervii cranieni senzitivi și componentele senzitive ale celor micști transmit excitațiile recepționate către nucleul de primă stație din trunchiul cerebral, de unde pe căi ascendente — via talamus — sînt transmise la centrii corticali senzitivi. În cazul căii vestibulare excitațiile ajung direct la nucleii cerebeloși sau la nucleii vestibulari din trunchiul cerebral.

Nervii cranieni : III, VII, IX și X conțin pe lîngă componentele somatice și componente vegetativ parasimpatice, uneori atît de intim atașate încît nu pot fi descrise separat. Nucleii componentelor parasimpatice ale nervilor cranieni sînt coordonați de centrii hipotalamici îndeosebi de nucleii zonei centrale a hipotalamusului. Acești centrii hipotalamici coordonează nucleii organovegetativi parasimpatici pupilari, lacrimali, salivari superiori, salivari inferiori și dorsali ai vagului, prin intermediul fasciculului descendent mediodorsal Schultz. La rîndul lor, centrii hipotalamici primesc fibre cu origine în centrii superiori reprezentați de septul pelucid, corpii striați și cortex.

„NERVUL“ OLFACTIV

„Nervul“ olfactiv nu se încadrează în definiția generală care se dă unui nerv, deoarece el reprezintă de fapt o cale nervoasă aferentă, asemenea acelora frecvent întîlnite la nevertebrate. Astfel, așa-zisul nerv olfactiv este constituit din axonii celulelor olfactive senzitive dispuse printre celulele de susținere ale epiteliului olfactiv. Celula olfactivă prezintă o prelungire dendritică ce vine în contact cu aerul din fosele nazale și o prelungire axonică care traversează lama ciuruită a etmoidului și abordează bulbul olfactiv unde face sinapsă cu dendritele celulelor mitrale. Celulele olfactive în număr de aproximativ 50 milioane sinapsează cu 30—40 mii de celule mitrale ceea ce explică faptul că în jurul unei celule mitrale se formează un glomerul alcătuit din arborizațiile dendritice ale acesteia și de 1 250 axoni ai celulelor olfactive cu care fac sinapsă.

Caracterul de primitivitate al celulelor olfactive este conferit de faptul că ele sînt în același timp atît receptori de stimuli specifici cît și transmițători ai influxurilor nervoase create. De asemenea, primitivitatea lor mai este exprimată și prin absența tecilor de mielină la nivelul prelungirilor axonice. Majoritatea autorilor vorbesc totuși despre această cale aferentă, ca despre un nerv senzorial avînd în vedere dispunerea în două rînduri paralele a nervilor olfactivi care traversează orificiile lamei ciuruite, trecînd deci din mucoasa olfactivă în interiorul craniului (fig. IX.2). La om suprafața mucoasei olfactive este de 1,5 cm^2.

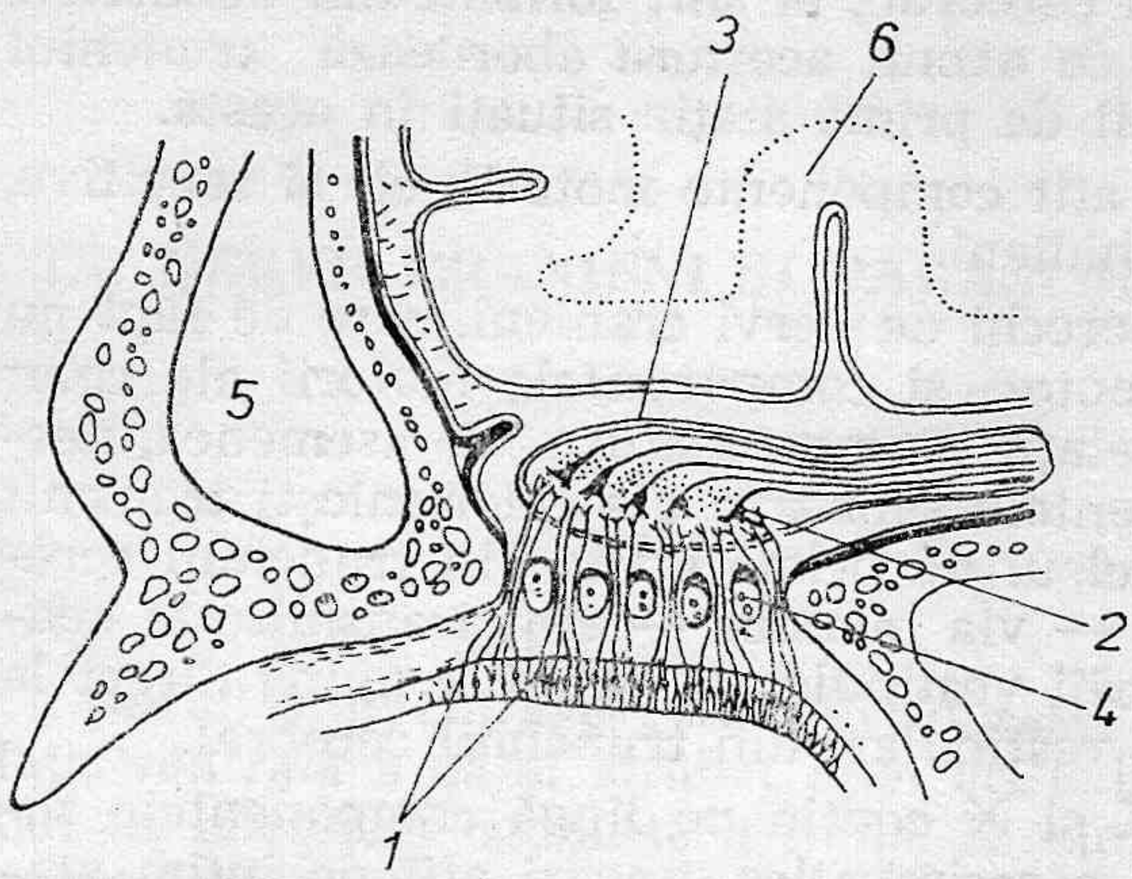


Fig. IX.2. Raporturile nervului olfactiv (după G. Lazorthes):
1 — celule olfactive ; *2* — celulă mitrală ; *3* — bulb olfactiv ; *4* — lama ciuruită ; *5* — sinus frontal ; *6* — lob frontal.

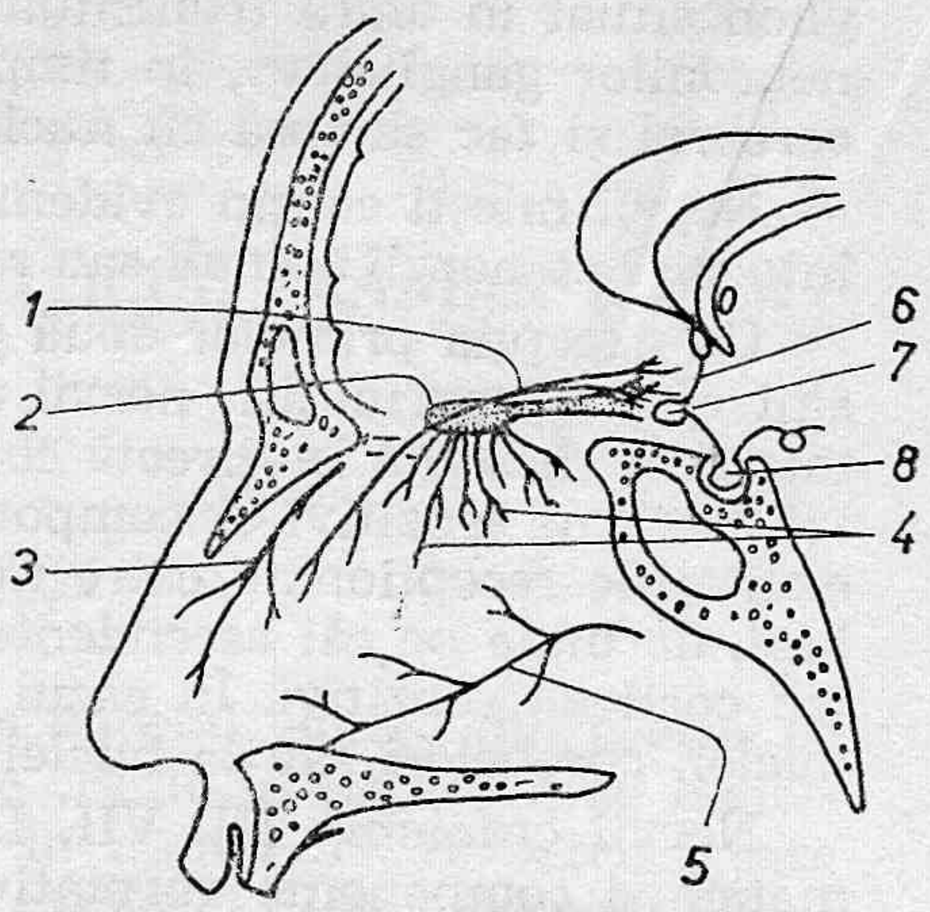


Fig. IX.3. Schema nervului terminal (după G. Lazorthes):
1 — nervul terminal ; *2* — bulbul olfactiv ; *3* — n. nazal intern ; *4* — nervii olfactivi ; *5* — n. sfenopalatin ; *6* — lama supraoptică; *7* — chiasma optică; *8* — hipofiza.

Nervul vomero-nazal

Nervul vomero-nazal este considerat ca un fascicul special al căii olfactive, care după ce străbate lama ciuruită se distribuie la organul Jacobson (vomero-nazal) reprezentat de un conduct de 2—7 mm localizat lîngă narine și prezentînd celule olfactive tipice. Deoarece organul vomero-nazal apare odată cu trecerea vertebratelor la mediul de viață terestru este considerat ca o adaptare corelată. Este prezent numai în stadiul embrionar, la adulți lipsind.

Nervul terminal

Nervul terminal este reprezentat de un filet nervos situat intern față de nervul olfactiv, avînd conexiuni centrale probabil la nivelul hipotalamusului anterior (fig. IX.3). Deși în anatomia comparată nervul terminal este de fapt nervul organului vomero-nazal (Jacobson) el își capătă noua denumire în momentul cînd la vertebrate dispare organul vomero-nazal și el se distribuie astfel pe fața internă a cavității nazale. Lazorthes susține totuși că, nervul terminal nu este o componentă a aparatului olfactiv cu care are numai raporturi topografice ; el este foarte vechi filogenetic, dar s-a atrofiat considerabil odată cu atrofia regiunii pe care o inerva. Nervul terminal ar fi primul nerv segmentar, apărut deci din primul neuromer și ar juca un rol în procesul olfacției.

„NERVUL“ OPTIC

Nervul optic este impropriu numit nerv deoarece este format din fibre nervoase care prezintă toate caracterele unui tractus al sistemului nervos central. De altfel, retina de unde pleacă nervul optic, se consideră a fi o parte exteriorizată a creierului. Nervul optic este deci un fascicul

al sistemului nervos central, celulele sale satelite fiind oligodendrocite și nu celule Schwann, ca în sistemul nervos periferic. Fibrele nervului optic își au originea în celulele multipolare ale retinei, omologate cu cele ale unui nucleu de primă stație pentru neuronii bipolari ai retinei care preiau impulsurile nervoase de la celulele fotosensibile (cu conuri și bastonașe). Celulele bipolare au astfel rolul celor din ganglionii de origine ai oricărui nerv senzitiv. Axonii celulelor multipolare (ganglionare) care alcătuiesc tractusul optic părăsesc globul ocular prin lama ciuruită a scleroticii, străbat orbita pînă la orificiul optic prin care pătrund în craniu unde imediat se încrucișează cu tractusul optic din partea opusă constituind chiasma optică. La vertebratele cu ochii dispuși pe laturile craniului, în general, la nivelul chiasmei se încrucișează toate fibrele celor doi nervi optici. La om, care are vedere binoculară, încrucișarea fibrelor nu mai este totală ; astfel, fibrele care se nasc pe laturile retinei sînt directe, iar cele care se nasc din partea internă a retinei se încrucișează. Pe de altă parte, fibrele fasciculului macular (pleacă din macula lutea), care ocupă centrul chiasmei sînt atît directe cît și încrucișate. În continuarea chiasmei optice se etalează bandeletele optice care trec pe fața inferioară a pedunculilor cerebrali și se orientează către corpii genunchiați mergînd dinainte înapoi și de jos în sus. În fața corpilor genunchiați (formațiuni metatalamice), bandeleta optică se ramifică în două brațe : brațul extern care pătrunde în corpul genunchiat extern și brațul intern, mai mic, care pătrunde în corpul genunchiat intern (fig. IX.4). Brațul extern este constituit în exclusivitate din fibre optice, iar cel intern din fibre care leagă tuberculii cvadrigemeni posteriori prin intermediul corpilor genunchiați interni și al brațelor conjunctivale interne. Brațul intern este de fapt comisura transversă Gudden, care urmărește bandeleta optică și trece prin chiasmă în partea opusă, fără a prezenta vreo legătură cu sistemul vizual.

La toate vertebratele inferioare mamiferelor, calea terminală vizuală este reprezentată de lobii optici (centrul de coordonare vizuală), omologați cu tuberculii cvadrigemeni anteriori ai mamiferelor. Pe măsura evoluției vertebratelor, centrul vizual se transferă treptat în telencefal, astfel încît la mamifere și deci și la om el se află localizat în cortexul occipital.

La aria 17 vizio-senzorială dispusă de o parte și de alta a scizurii calcarine, cît și la ariile vecine acesteia 18 și 19 vizio-psihică și vizio-gnosică din lobul occipital se termină calea optică reprezentată de fasciculul Gratiolet.

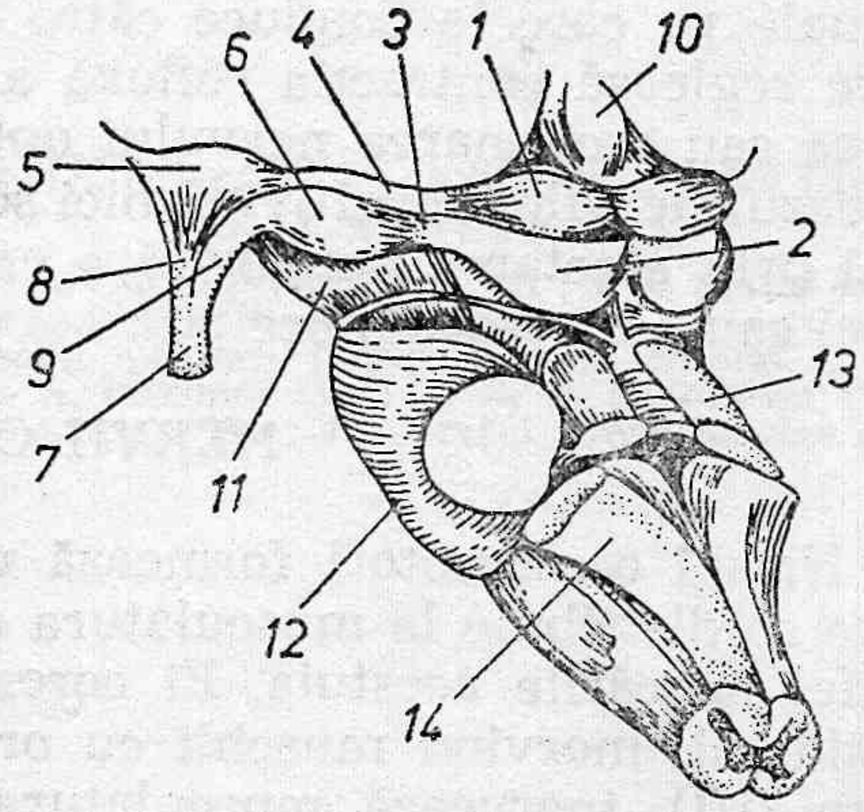


Fig. IX.4. Corpii genunchiați și relațiile lor (după Testut) :
1 — tuberculul cvadrigemen anterior ; *2* — tuberculul cvadrigemen posterior ; *3* — brațul posterior al tubercurilor cvadrigemeni ; *4* — brațul anterior al tuberculilor cvadrigemeni ; *5* — corp genunchiat extern ; *6* — corp genunchiat intern ; *7* — bandeleta optică și cele două rădăcini ; *8* — rădăcina externă a bandeletei optice ; *9* — rădăcina internă a bandeletei optice ; *10* — epifiza ; *11* — pedunculul cerebral ; *12* — puntea și pedunculul cerebelos mijlociu ; *13* — pedunculul cerebelos superior ; *14* — pedunculul cerebelos inferior.

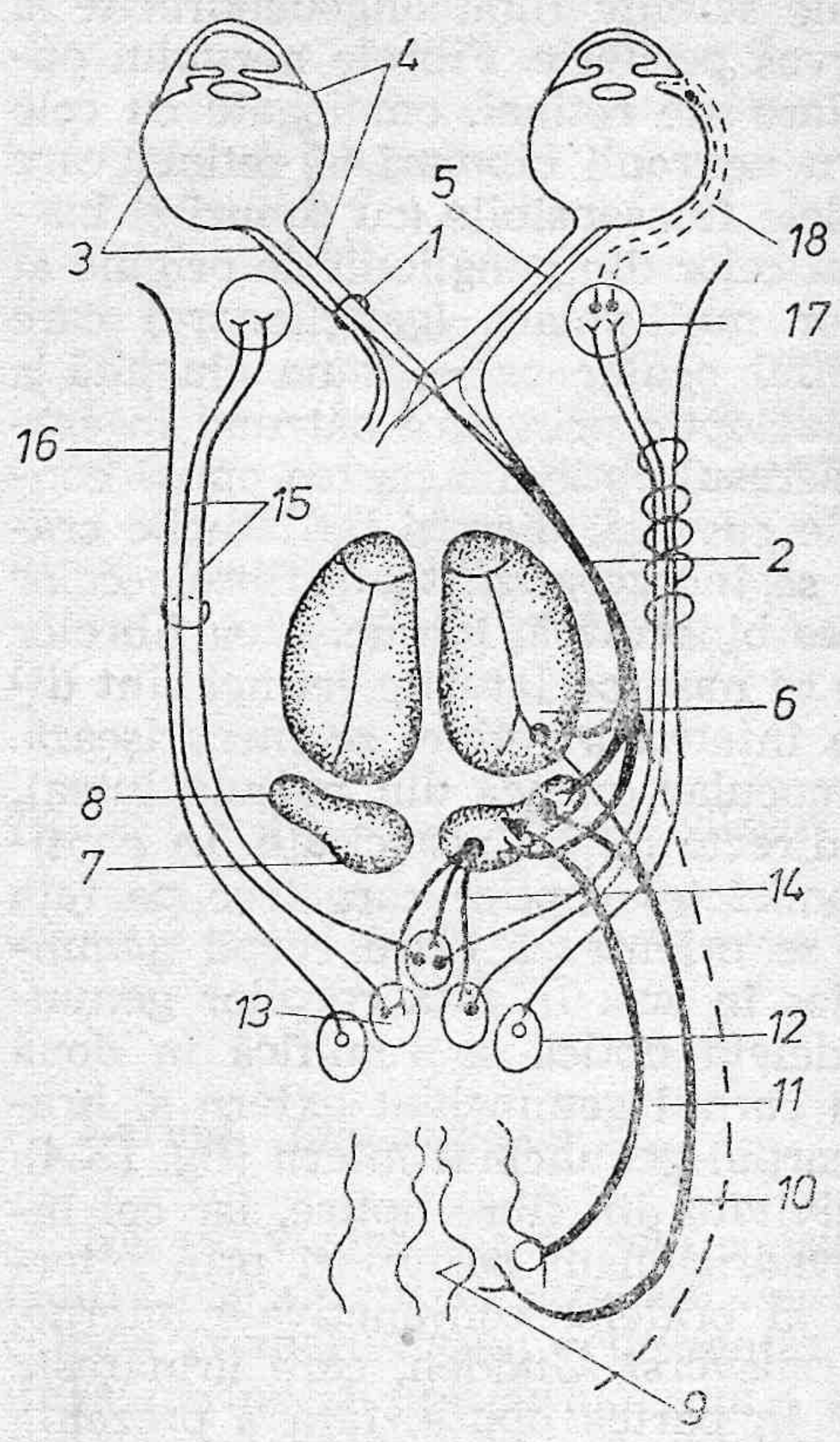


Fig. IX.5. Căile optice :

1 — „Nervul" optic ; *2* — bandeleta optică ; *3* — fascicul optic direct ; *4* — fascicul optic încrucișat; *5* — fascicul macular; *6* — pulvinar ; *7* — tubercul cvadrigemen anterior ; *8* — corp genunchiat extern ; *9* — sulcul calcarin ; *10* — radiația optică Gratiolet; *11* — fibre cortico-cvadrigeminale ; *12* — nucleul de origine al n. III ; *13* — Nucleul pupilar (ciliar) ; *14* — fibre ale fasciculului longitudinal posterior ; *15* — fibrele parasimpatice ale n. III ; *16* — n. III ; *17* — ganglionul ciliar ; *18* — fibrele postganglionare parasimpatice ale n. III.

Din bandeleta optică fibrele optice se distribuie astfel : cele mai multe fibre optice se termină în corpul genunchiat extern ; fibrele post sinaptice pătrund în emisfera cerebrală participînd la formarea fasciculului Gratiolet ; alte fibre optice trec prin corpul genunchiat extern, pătrund în talamus, unde fac sinapsă cu celulele nucleului pulvinar, axonii care se nasc în acest nucleu se alătură fasciculului Gratiolet ; cele mai puține fibre optice trec prin corpii genunchiați externi, prin brațele conjunctivale anterioare și sfîrșesc în tuberculii cvadrigemeni anteriori — acestea reprezintă fibrele pupilare Dinner. Pe lîngă pachetele de fibre amintite se mai găsesc și fibrele cvadrigemino-corticale și cortico-cvadrigeminale care însoțesc fasciculul Gratiolet și brațul conjunctival anterior (fig. IX.5). Prin fibrele cortico-cvadrigeminale cortexul occipital coordonează tuberculii cvadrigemeni anteriori. Tuberculii cvadrigemeni anteriori emit tractusurile descendente tectobulbare și tectospinale din care se desprind fibre ce abordează nucleii nervilor oculomotori, inclusiv nucleii organo-vegetativi (pupilari) ai nervilor III. La om, tuberculii cvadrigemeni anteriori dețin funcții reflexe în reglarea deschiderii pupilei și mișcării pleoapelor pentru protejarea retinei și a feței anterioare a globului ocular.

Nervul optic este considerat un nerv senzorial, dar pe lîngă excitațiile vizuale pe care le conduce către cortex, conduce și influxuri centripete care reglează contracția reflexă a pupilei (acomodarea la lumină). Excitarea sau secționarea nervului optic nu determină senzații dureroase, ca în cazul nervilor senzitivi și nici senzații luminoase. Ultimele se obțin numai prin afectarea patologică a extremităților căii optice, respectiv a retinei sau a cortexului occipital.

NERVII OCULOMOTORI

Nervii oculomotori formează un grup de 3 perechi de nervi motori care se distribuie la musculatura extrinsecă a globului ocular coordonînd astfel mișcările acestuia. Ei corespund rădăcinilor ventrale ale nervilor rahidieni, inervînd mușchii cu origine somatică. Nervul oculomotor comun (III), inervează musculatura globului ocular provenită din prima

somită cefalică sau premandibulară ; nervul patetic sau trohlear (IV), inervează mușchii proveniți din a doua somită cefalică sau mandibulară, iar nervul oculomotor extern sau abducens (VI) inervează mușchii proveniți din somita hioidiană. Acești nervi sînt omologați cu componenta motorie a nervilor rahidieni a căror parte senzitivă se consideră că a dispărut. În sprijinul acestei idei vin date care susțin că în timpul vieții embrionare la om și la alte vertebrate, pe traiectul nervilor oculomotori există neuroni considerați a fi vestigii din ganglionii senzitivi dispăruți.

NERVUL OCULOMOTOR COMUN

Nervul oculomotor comun (III) își are originea într-un nucleu din mezencefal situat sub apeductul Sylvius, înaintea nucleului pateticului. De fapt, nucleul oculomotor comun este alcătuit dintr-o succesiune de nuclei care coordonează diferiți mușchi ai globului ocular. Astfel, dinainte înapoi se disting : un nucleu care coordonează mușchii ridicători ai pleoapei, un nucleu care coordonează mușchiul drept superior, un nucleu care coordonează mușchiul drept intern, apoi un nucleu pentru mușchiul micul oblic și terminal, un nucleu care coordonează mușchiul drept inferior (fig. IX.6). Axonii neuronilor acestor nuclei străbat tegmentul mezencefalic către fața ventrală și emerg pe marginea internă a pedunculilor cerebrali, constituind nervul oculomotor comun care se orientează înainte spre fereastra sfenoidală prin care pătrunde în orbită, unde se împarte în două brațe : brațul superior cu filete nervoase pentru mușchiul drept superior și ridicătorul pleoapei superioare și brațul inferior care se distribuie la mușchii : drept intern, drept inferior și micul oblic (fig. IX.7). De menționat că între cei doi nuclei ai oculomotor comunilor

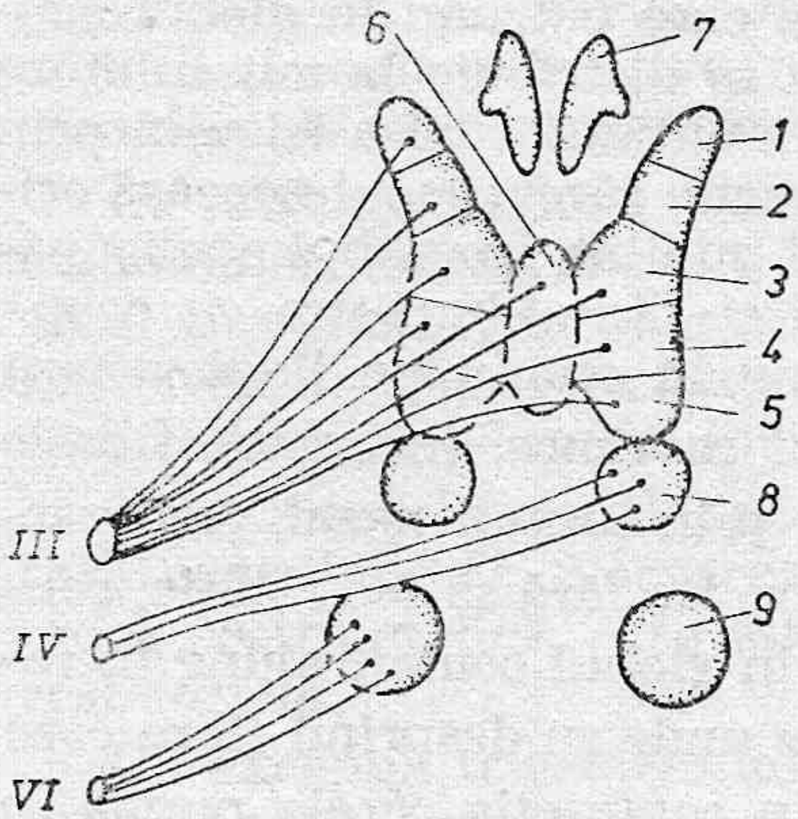


Fig. IX.6. Nucleii de origine ai nervilor oculomotori III (după G. Lazorthes) :

1 — nucleul nervului pentru mușchiul ridicător al pleoapelor ; *2* — nucleul de origine al nervului pentru mușchiul drept superior ; *3* — nucleul de origine al nervului pentru mușchiul drept intern ; *4* — nucleul de origine al nervului pentru mușchiul oblic mic ; *5* — nucleul de origine al nervului pentru mușchiul drept inferior ; *6* — nucleul central Perila ; *7* — nucleul ciliar Edinger-Westphal ; *8* — nucleul de origine al n. IV (patetic) ; *9* — nucleul de origine al n. abducens (VI).

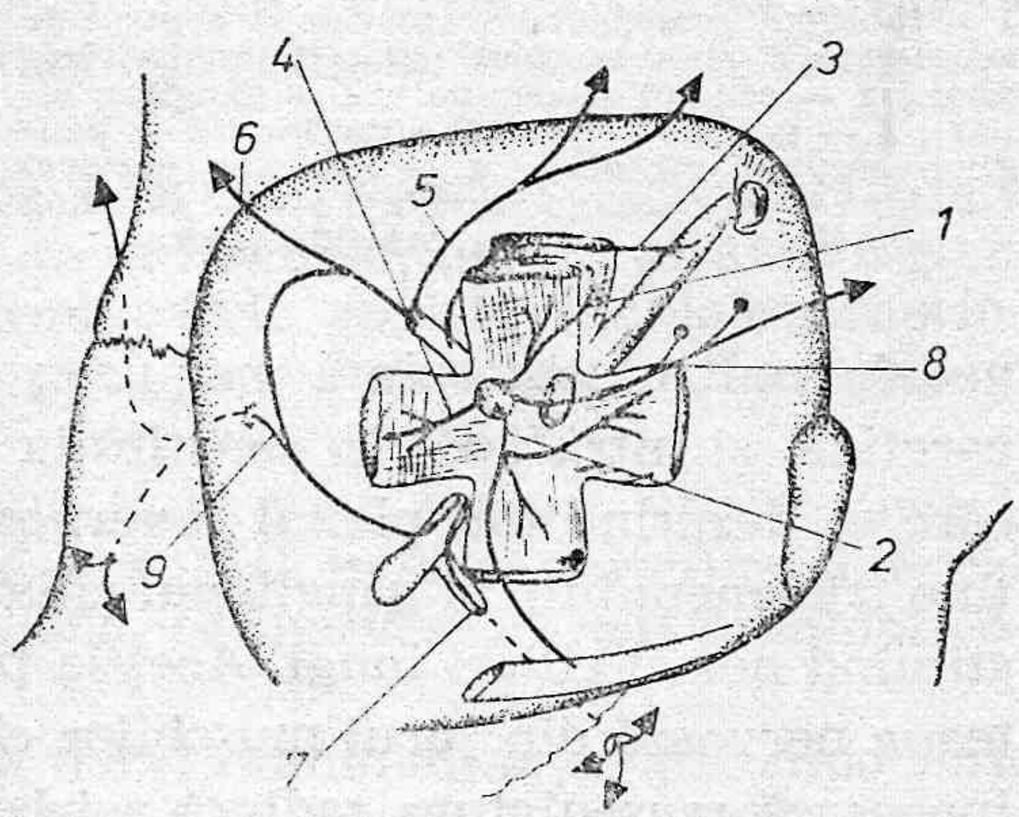


Fig. IX.7. Nervii în cavitatea orbitei (după G. Lazorthes) :

1 — brațul superior al n. III ; *2* — brațul inferior al n. III ; *3* — n. patetic (IV) ; *4* — n. oculomotor extern (VI) ; *5* — n. frontal (V) ; *6* — n. lacrimal (V) ; *7* — n. suborbital (V) ; *8* — n. nazal (V) ; *9* — brațul temporomalar (V).

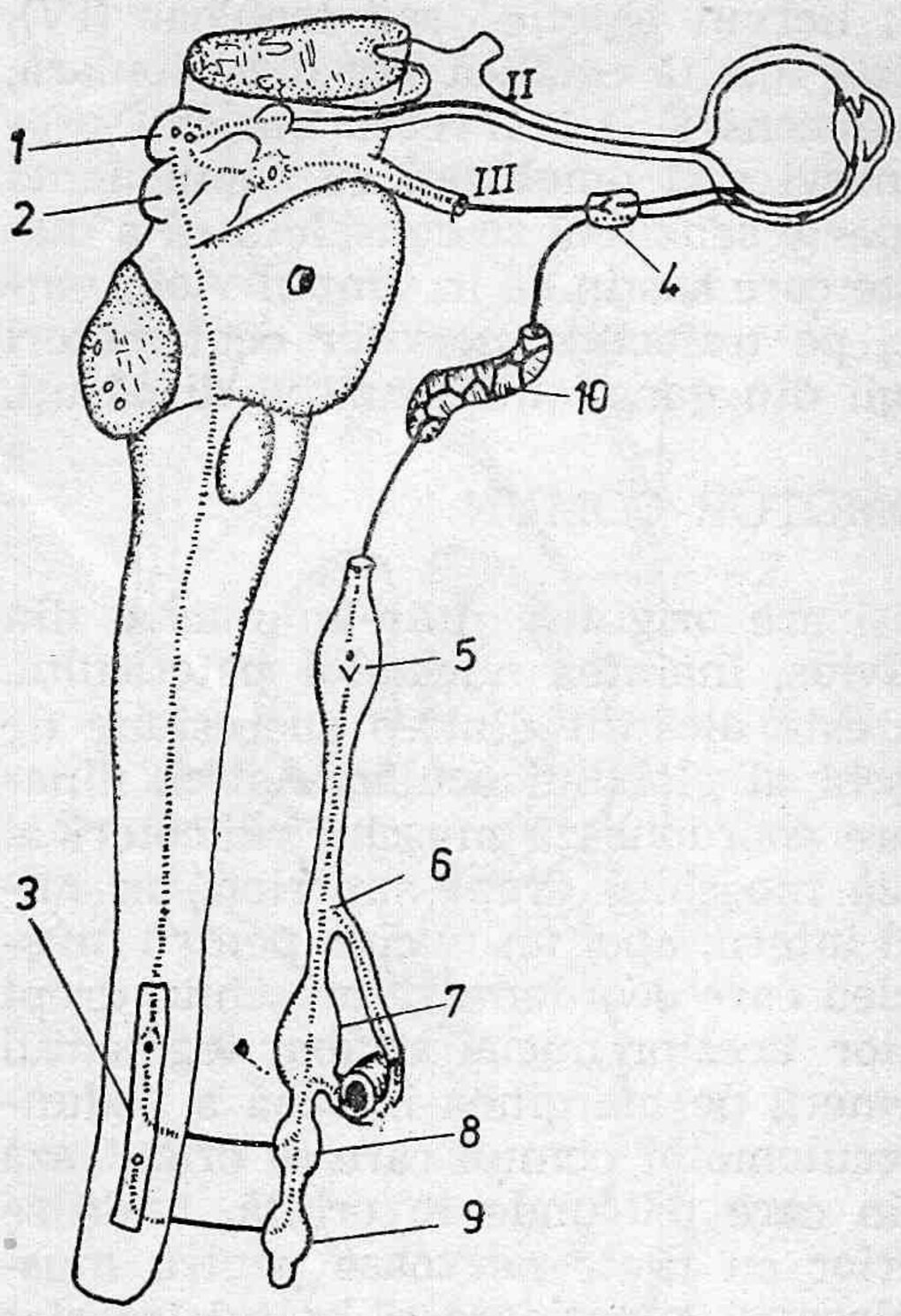


Fig. IX.8. Sistematizarea căilor motricității intrinseci ale ochiului (după G. Lazorthes):

1 — tubercul cvadrigemen anterior — centrul de acomodare ; *2* — nucleul ciliar Edinger-Westphal ; *3* — centrul ciliospinal ; *4* — ganglion ciliar ; *5* — ganglion cervical superior ; *6* — ganglion cervical mijlociu ; *7* — ganglion cervical inferior ; *8* — ganglion toracic 1 ; *9* — ganglion toracic 2 ; *10* — artera carotidă internă.

se găsește nucleul central Perila care este considerat centrul de coordonare al nervilor oculomotori comuni. Aceștia sînt de asemenea coordonați și de centrii superiori corticali care n-au însă o reprezentare distinctă. Se știe totuși că pentru asigurarea sinergiei mișcărilor globilor oculari intervine, via nervilor oculomotori, aria a 8-a a cortextului frontal considerată drept centrul oculocefalogir voluntar. Activitatea sinergică reflexă este condusă de aria 19 a cortexului occipital. Centrul răspunzător de coordonarea mișcărilor de ridicare și coborîre a globilor oculari este localizat în tuberculii cvadrigemeni anteriori.

Nervul oculomotor comun prezintă și o componentă parasimpatică cu originea în nucleul Edinger-Westphal (ciliar sau pupilar) ; fibrele parasimpatice însoțesc nervul III pînă în orbită unde se despart și abordează ganglionul ciliar (oftalmic) ; fibrele ce părăsesc ganglionul alcătuiesc nervii ciliari scurți care pătrund în globul ocular și se distribuie la musculatura ciliară circulară și a irisului prin contracția căreia se micșorează orificiul pupilar. În globul ocular pătrund și fibre simpatice cu originea în centrul ciliospinal medular ; ele ajung în craniu pe lîngă artera carotidă, și intră apoi în constituția plexului cavernos. În orbită, fibrele care se desprind din plexul cavernos, ajung prin nervul nazal, (ce aparține trigemenului), la ganglionul ciliar din care ies fără să facă stație, constituind nervii ciliari lungi. Aceștia pătrund în globul ocular, ajung în rețeaua nervoasă din jurul mușchilor ciliari, de unde se desprind fibre care inervează musculatura radiară a irisului prin contracția căreia pupila se dilată (fig. IX.8).

NERVUL PATETIC SAU TROHLEAR

Nervul patetic (IV) își are originea în tegmentul mezencefalic sub apeductul Sylvius, caudal față de nucleul lui III (v. fig. IX.6). Axonii neuronilor din acest nucleu se orientează dorsal, se încrucișează și emerg înapoia tuberculilor cvadrigemeni posteriori, fiind astfel unicul nerv cranian în întreaga serie a vertebratelor, care emerge pe fața dorsală a

trunchiului cerebral. Apoi fibrele sale înconjoară trunchiul cerebral orientîndu-se ventral, se alătură nervului III, pătrund în orbită prin fereastra sfenoidală și se distribuie la mușchiul marele oblic al globului ocular (v. fig. IX.7). Prin contracție mușchiul rotește globul ocular, îl coboară și-l abduce ușor.

NERVUL OCULOMOTOR EXTERN SAU ABDUCENS

Nervul abducens (VI) este de asemenea un nerv pur motor. Își are originea în nucleul din planșeul pontin al ventriculului IV, de la nivelul eminenței teres ; axonii neuronilor acestui nucleu, străbat tegmentul pontin în sens dorsoventral și emerg pe fața ventrală a trunchiului cerebral, în mijlocul șanțului bulbopontin. De aici fibrele se orientează înainte, pătrund în orbită prin fereastra sfenoidală și se distribuie la mușchiul drept extern al globului ocular prin contracția căruia are loc abducerea globului ocular.

NERVII BRANHIALI

Nervii branhiali guvernează inervația senzitivă și motorie a unor importante regiuni ale craniului visceral sau branhiomeric. Ei sînt următorii : nervul trigemen (V), nervul facial (VII), nervul glosofaringian (IX) și nervul vag sau pneumogastric (X). La ultimul se mai adaugă parțial, nervul spinal sau accesoriul Willis (XI).

Nervul trigemen și nervul facial alcătuiesc grupul preotic, iar nervul glosofaringian și nervul vag, grupul metaotic. Pe lîngă fibrele somatomotorii și somatosenzitive, nervii branhiali dețin și importante fibre visceroaferente și visceroeferente.

În întreaga serie a vertebratelor nervul trigemen inervează arcul mandibular, nervul facial inervează arcul hioidian, nervul glosofaringian, arcul branhial 1, iar nervul vag următoarele arcuri branhiale propriuzise. Nervul vag se extinde treptat prin partea sa viscerală formînd un ram voluminos — ramul intestinal — destinat viscerelor.

Orice nerv branhial prezintă două ramuri : o ramură pretrematică, care contribuie la inervarea arcului branhial imediat anterior și o ramură posttrematică, care este principală, ce inervează arcul branhial corespunzător.

Cu excepția trigemenului, ceilalți nervi branhiali dețin și componente parasimpatice preganglionare, care se distribuie odată cu fibrele lor somatice, la diferite organe cefalice, toracale și abdominale.

NERVUL TRIGEMEN

Nervul trigemen (V) este cel mai voluminos nerv din organismul uman. Este un nerv mixt, dominant senzitiv, care prezintă trei ramuri principale : ramura oftalmică — pur senzitivă —, ramura maxilară superioară — pur senzitivă — și ramura maxilară inferioară sau mandibulară, mixtă conținînd însă mai multe fibre senzitive decît motorii. Nervul trigemen este considerat nervul primului arc prebranhial, arcul mandi-

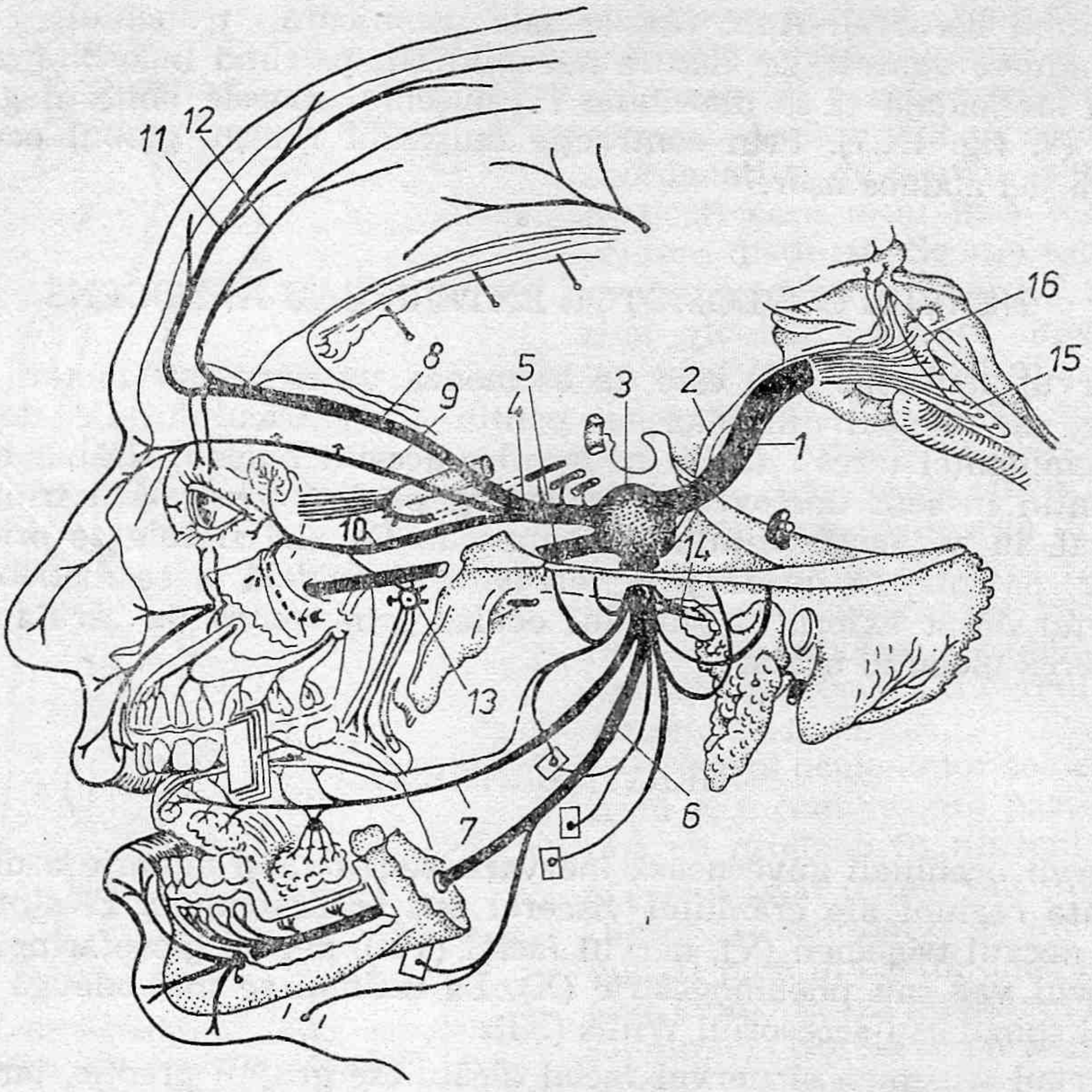


Fig. IX.9. Nervul trigemen (după T e s t u t) :
1 — ramul senzitiv al trigemenului ; *2* — ramul motor al trigemenului ; *3* — ganglionul Gasser ; *4* — n. oftalmic ; *5* — n. maxilar superior ; *6* — n. maxilar inferior ; *7* — n. lingual ; *8* — n. frontal ; *9* — n. nazal ; *10* — n. lacrimal ; *11* — n. frontal extern ; *12* — n. frontal intern ; *13* — ganglion sfenopalatin ; *14* — ganglion otic ; *15* — nucleul gelatinos ; *16* — nucleul masticator.

bular, partea sa posttrematică fiind reprezentată de ramul mandibular, iar cea pretrematică de ramul oftalmic și maxilar superior (fig. IX.9).

Fibrele senzitive ale trigemenului își au originea în ganglionul Gasser situat pe fața anterioară a piramidei temporale, lîngă vîrful acesteia, în foseta Meckel, iar fibrele motoare se nasc în nucleul masticator din punte. Laolaltă, emerg pe fața ventrală a trunchiului cerebral, la limita dintre punte și brațele punții (pedunculii cerebeloși mijlocii), fibrele senzitive într-un pachet voluminos, iar cele motorii într-un pachet mai mic dispus înainte și intern față de primul. După emergență, trigemenul se îndreaptă înainte și lateral, trece peste marginea piramidei temporale unde determină incizura Gruber, apoi se lățește căpătînd aspect triunghiular și astfel cu „baza triunghiului“ intră în ganglionul Gasser. Fibrele senzitive, odată pătrunse în punte fac sinapsă în nucleul gelatinos care este o prelungire a substanței gelatinoase Rolando din capul cornului posterior al măduvei spinării (fig. IX.10). Fibrele postnucleare alcătuiesc fasciculul cvintotalamic care însoțește panglica medială Reil pînă la nucleul laterodorsal al talamusului unde fac sinapsă. Fibrele postsinaptice merg apoi la centrul de coordonare al trigemenului din girul postrolandic.

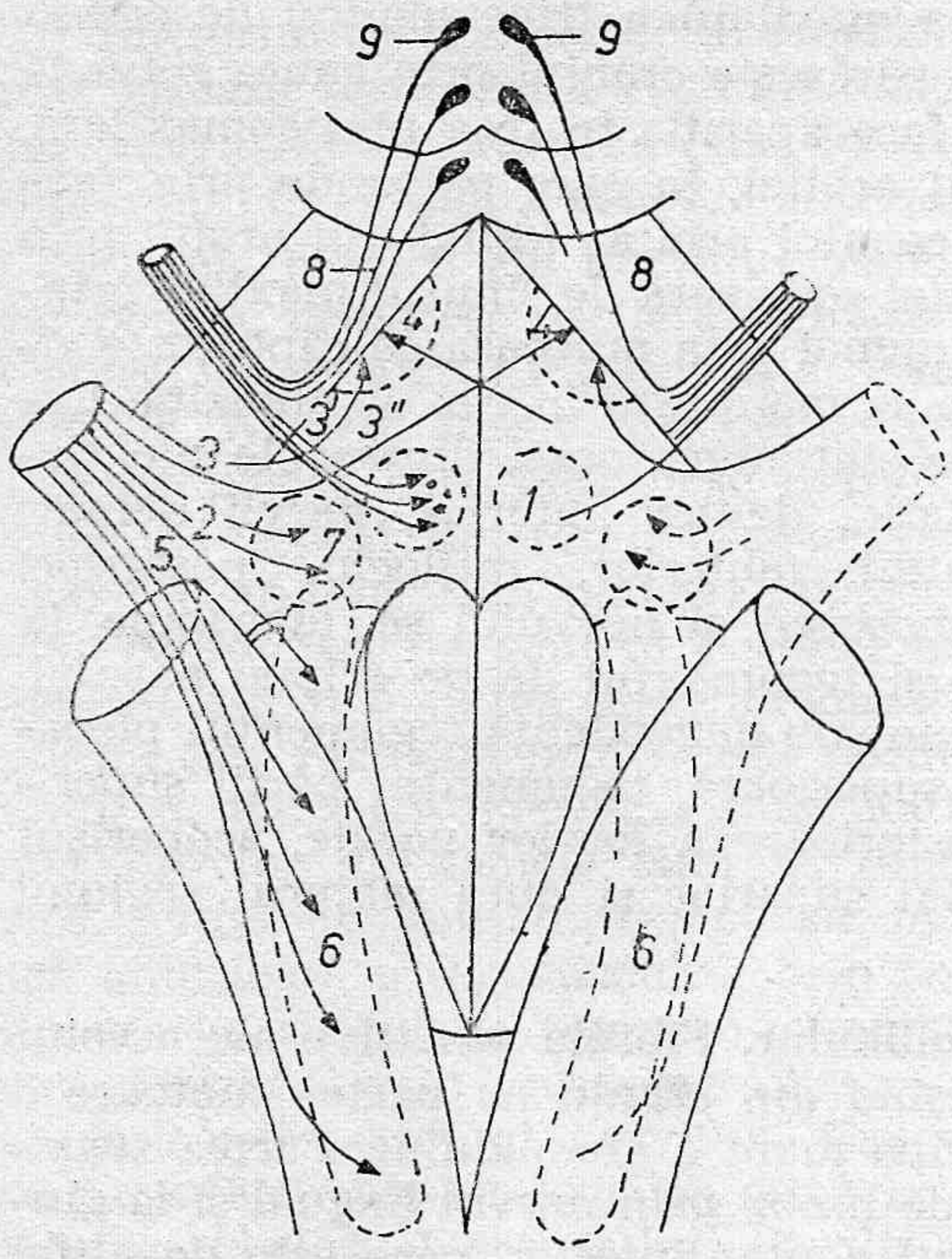


Fig. IX.10. Originea și releele terminale din planșeul ventriculului IV, ale n. trigemen (schemă după Testut):

1 — nucleul masticator ; *2* — rădăcina mijlocie a trigemenului senzitiv ; *3* — rădăcina lui locus coeruleus cu : *3'* — fibre directe ; *3''* — fibre încrucișate ; *4* — locus coeruleus ; *5* — rădăcina inferioară ; *6* — nucleii gelatinoși ; *7* — nucleul mijlociu al trigemenului senzitiv ; *8* — rădăcina superioară a trigemenului motor ; *9* — celulele de origine ale trigemenului motor.

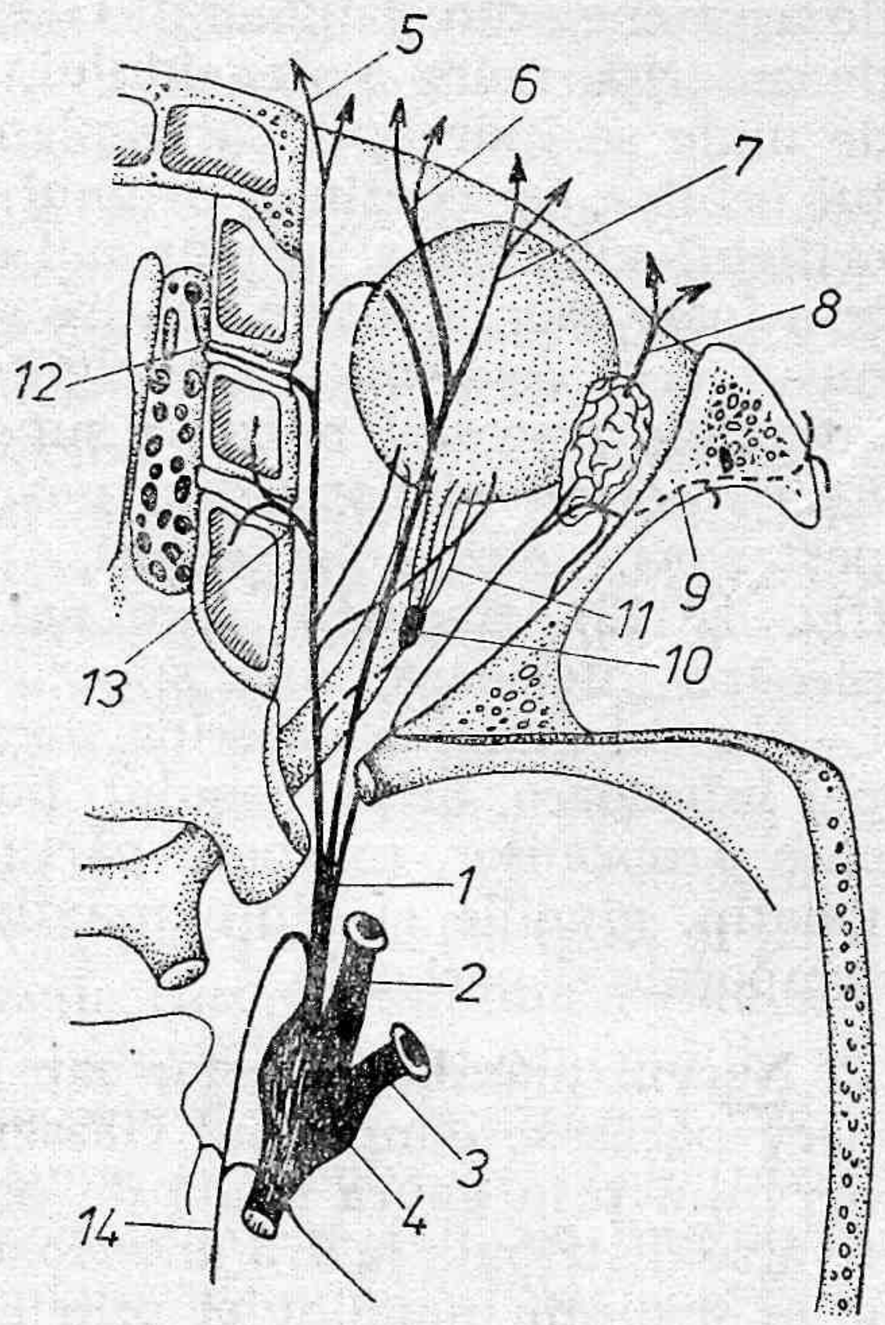


Fig. IX.11. Nervul oftalmic (după Lazorthes):

1 — nervul oftalmic ; *2* — n. maxilar superior ; *3* — n. maxilar inferior ; *4* — ganglionul Gasser ; *5* — n. nazal extern ; *6* — n. frontal intern ; *7* — n. frontal extern ; *8* — n. lacrimal ; *9* — n. temporalomalar ; *10* — ganglion ciliar ; *11* — n. ciliari scurți ; *12* — n. nazal intern ; *13* — n. sfenoetmoidal ; *14* — n. recurent Arnold.

Nervul oftalmic. Ramura oftalmică a trigemenului (desprinsă cum menționam din ganglionul Gasser) înainte de a intra în orbită prin fereastra sfenoidală emite 3 nervi : nervul nazal, nervul frontal și nervul lacrimal. *Nervul nazal* pătrunde în orbită prin inelul Zinn, trece pe sub mușchiul drept superior și pe deasupra nervului optic, se îndreaptă înainte pe sub mușchiul marele oblic și apoi se bifurcă în nervul nazal extern și nervul nazal intern. Primul își continuă drumul pe lîngă peretele medial al orbitei inervînd terminal căile lacrimale, sacul lacrimal, caruncula, partea internă a pleoapelor și tegumentul părții superioare a nasului. Nervul nazal intern pătrunde în craniu, trece pe sub bulbul olfactiv, traversează lama ciuruită a etmoidului ieșind din craniu, inervează în fosa nazală o parte din mucoasa septului nazal și pe cea a cornetului nazal superior (fig. IX.11). *Nervul frontal,* merge pe sub plafonul orbitei, iese din aceasta prin orificiul supraorbital emițînd nervul frontal extern care inervează tegumentul părții anterioare a craniului și nervul frontal intern care inervează periostul frontalului. *Nervul lacrimal* pătrunde în orbită pe lîngă inelul Zinn mergînd pe marginea superioară a mușchiului drept extern, ajunge la glanda lacrimală, partea externă a pleoapei superioare și tegumentul temporalului, pe care le inervează senzitiv.

Nervul maxilar superior. Ramura maxilară a trigemenului desprinsă de asemenea din ganglionul Gasser, părăsește craniul prin gaura rotundă de pe aripa mare a sfenoidului, își face apariția în fosa pterigomaxilară, de unde se îndreaptă către planșeul orbitei, în care pătrunde prin șanțul orbitar, își continuă drumul în canalul orbitar ieșind din orbită prin orificiul suborbitar. În planșeul orbitei se separă de sinusul maxilar printr-o foaie osoasă foarte subțire sau numai prin mucoasa ce căptușește sinusul, ceea ce explică nevralgiile ce se manifestă în caz de sinuzită. Colateralele nervului maxilar superior sînt numeroase, dintre ele menționăm : nervul sfenopalatin, nazopalatin, dentar anterior, nervii dentari posteriori, nazali superiori, palatini (anterior, mijlociu, posterior) (fig. IX.12). Buchetul terminal suborbital al nervului se distribuie la pleoapa inferioară, buza superioară și tegumentul de pe aripile nasului.

Nervul maxilar superior, deci, ține sub dependență tegumentul pleoapei inferioare, aripa nasului, buza superioară, tegumentul părții superioare a obrajilor, mucoasa părții posterioare a fosetor nazale, acoperișul palatin, gingiile și dinții maxilarului superior și dura materul regiunii temporale și parietale.

Nervul maxilar inferior sau mandibular. Fibrele senzitive ale acestui nerv părăsesc ganglionul Gasser ieșind din craniu cu partea motoare a nervului prin gaura ovală de pe aripa mare a sfenoidului. Partea senzitivă se distribuie la 2/3 anterioare ale limbii prin nervul lingual și la gingiile și dinții mandibulei prin nervul dentar inferior, care este de altfel și cel mai voluminos. Nervul dentar inferior se angajează în canalul dentar ce străbate mandibula distribuindu-se, cum menționam, la dinții acesteia (fig. IX.13).

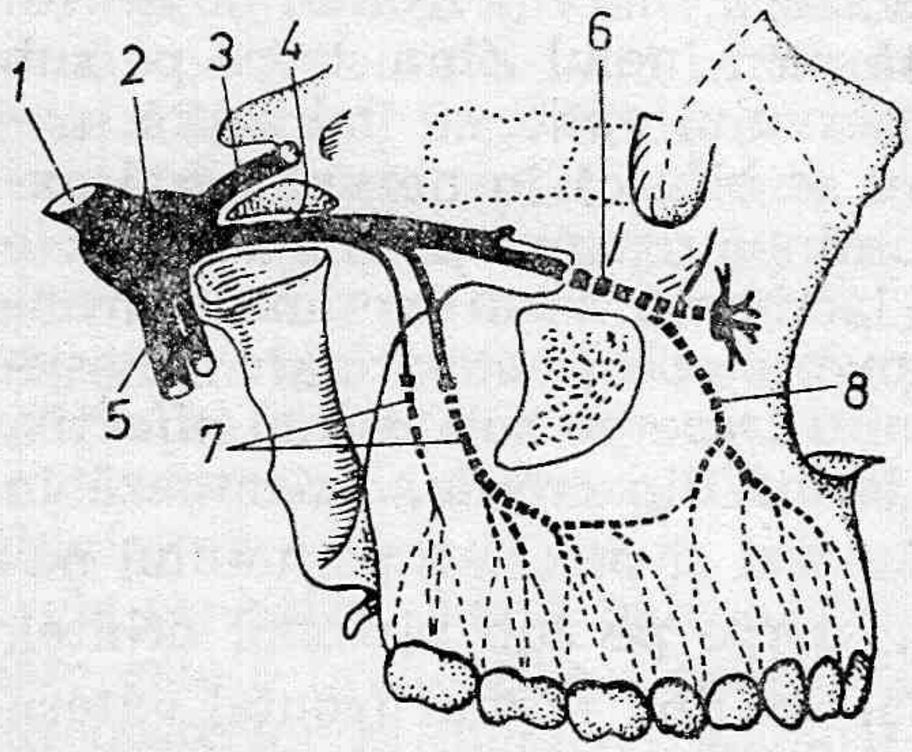


Fig. IX.12. Nervul maxilar superior (după Testut) :

1 — n. trigemen ; *2* — ganglionul Gasser ; *3* — n. oftalmic ; *4* — n. maxilar superior ; *5* — n. maxilar inferior ; *6* — n. suborbitar ; *7* — n. dentari posteriori ; *8* — n. dentar anterior.

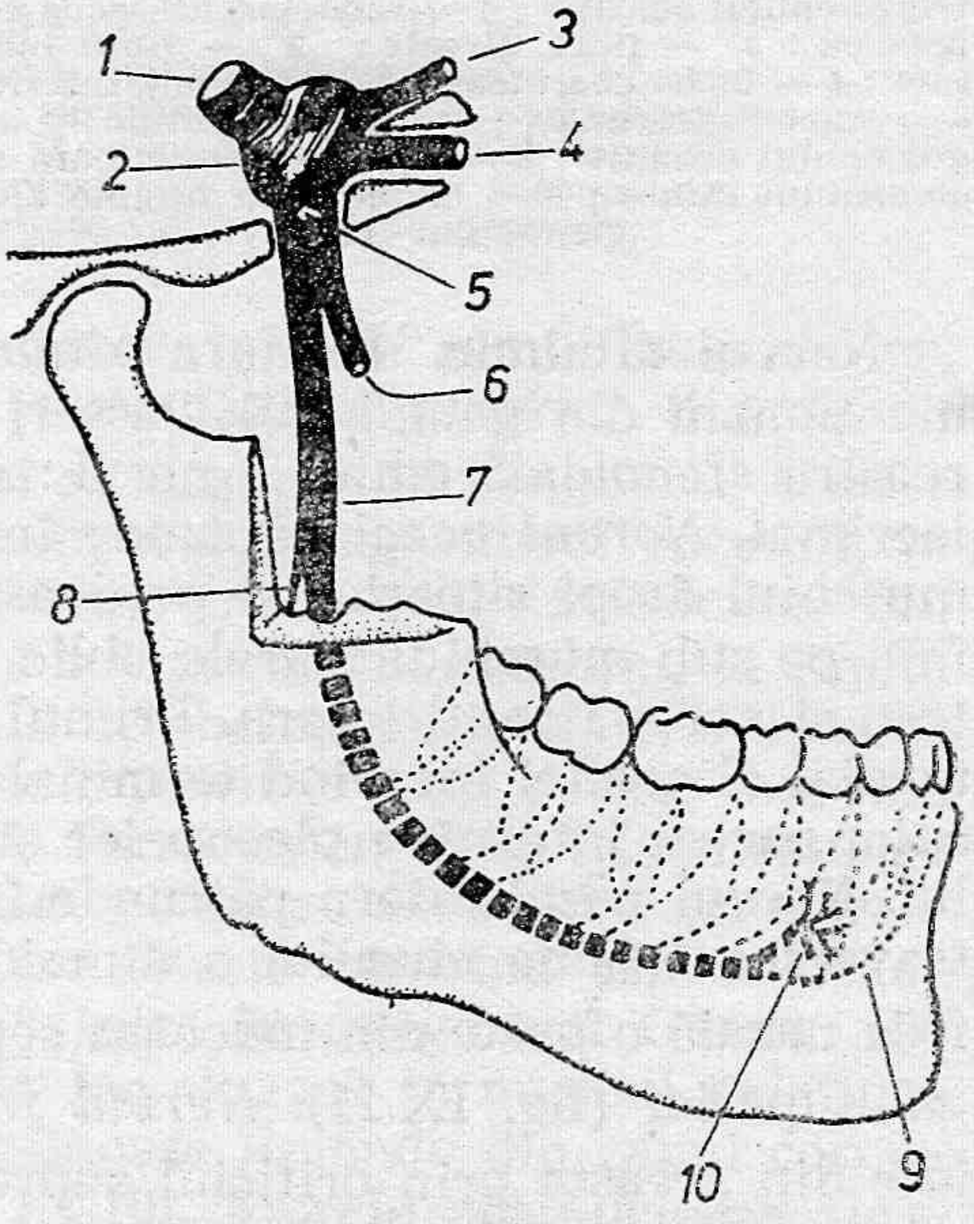


Fig. IX.13. Nervul maxilar inferior sau mandibular (după Testut) :

1 — n. trigemen ; *2* — ganglionul Gasser ; *3* — n. oftalmic ; *4* — n. maxilar superior ; *5* — n. maxilar inferior (mandibular) ; *6* — n. lingual ; *7* — n. dentar inferior ; *8* — n. maxilohioidian ; *9* — n. incisiv ; *10* — n. mentonier.

Teritoriul de distribuție al fibrelor senzitive ale nervului mandibular mai vizează tegumentul regiunii temporale, tragusul, lobul urechii, partea inferioară a obrazului, buza inferioară, pe lîngă gingiile, dinții mandibulei (v. fig. IX.9), și cele 2/3 anterioare ale limbii.

Fibrele motorii ale nervului mandibular se nasc în nucleul masticator pontin, urmăresc pachetul senzitiv al trigemenului pînă la ganglionul Gasser, iar de aici însoțesc numai componenta senzitivă a nervului mandibular. Nucleul masticator deține un nucleu accesoriu format din celule unipolare care alcătuiesc o trenă plecînd de la nucleul masticator pînă în dreptul tuberculilor cvadrigemeni anteriori, trenă ce constituie „locus coeruleus" din planșeul pontin al ventriculului IV. Acești nuclei sînt coordonați de centrul cortical masticator din piciorul girului precentral, situat înaintea centrilor bucali. Coordonarea centrului masticator pontin este realizată prin fibrele corticonucleare. Fibrele motorii ale nervului mandibular inervează musculatura masticatoare, care așa cum se știe, provine din lamele laterale, fiind astfel o musculatură branhiomerică. Astfel sînt mușchii temporali, maseteri, pterigoidieni interni și partea anterioară a digastricului, prin contracția cărora mandibula este acționată în articulația temporo-mandibulară. Nevralgiile trigemenului se caracterizează prin accese paroxistice ce se relevă fie și la atingeri lejere ale oricărui punct al nervului. Cauzele unor asemenea nevralgii merg de la infecții ale sinusurilor, pînă la tumori craniene sau ale unghiului pontocerebelos al creierului. Paralizia unilaterală a mușchilor masticatori nu determină grave alterări funcționale deoarece masticația este posibilă datorită acțiunii mușchilor simetrici ; numai că atunci cînd gura este închisă, se notează o deviație a mandibulei către partea paralizată. Paralizia bilaterală a mușchilor masticatori face însă masticația extrem de dificilă, aproape imposibilă.

Pe traiectul celor trei ramuri ale trigemenului se găsesc principalii ganglioni parasimpatici cranieni ; astfel, pe traiectul nervului oftalmic se găsește ganglionul ciliar (oftalmic) (v. fig. IX.8, IX.9), pe traiectul nervului maxilar superior se găsește ganglionul sfenopalatin (Meckel) (v. fig. IX.9), iar pe traiectul nervului mandibular se găsește ganglionul otic (Arnold) (v. fig. 9). De menționat însă că centrii de coordonare ai acestor ganglioni aparțin celorlalți trei nervi branhiali (VII, IX, X), astfel încît — așa cum s-a văzut —, trigemenul rămîne în exclusivitate un nerv al sensibilității somatice generale și al motricității arcului mandibular.

NERVUL FACIAL

Nervul facial (VII) reprezintă nervul celui de al doilea arc prebranhial — arcul hioidian. Este un nerv mixt, dominant motor, deoarece odată cu evoluția vertebratelor, partea sa senzitivă diminuează treptat, distingîndu-se sub numele de nervul intermediar Wriesberg. Unii autori consideră însă intermediarul Wriesberg drept un nerv independent ceea ce nu este conform realității. În plus, facialul mai deține și componente organovegetative parasimpatice care însoțesc atît componenta somatică senzitivă cît și pe cea somatică motoare.

Fibrele somatosenzitive ale facialului își au originea în ganglionul geniculat de formă triunghiulară, situat în dreptul hiatusului Faloppe, iar fibrele somatomotoare se nasc în nucleul facialului din planșeul pontin

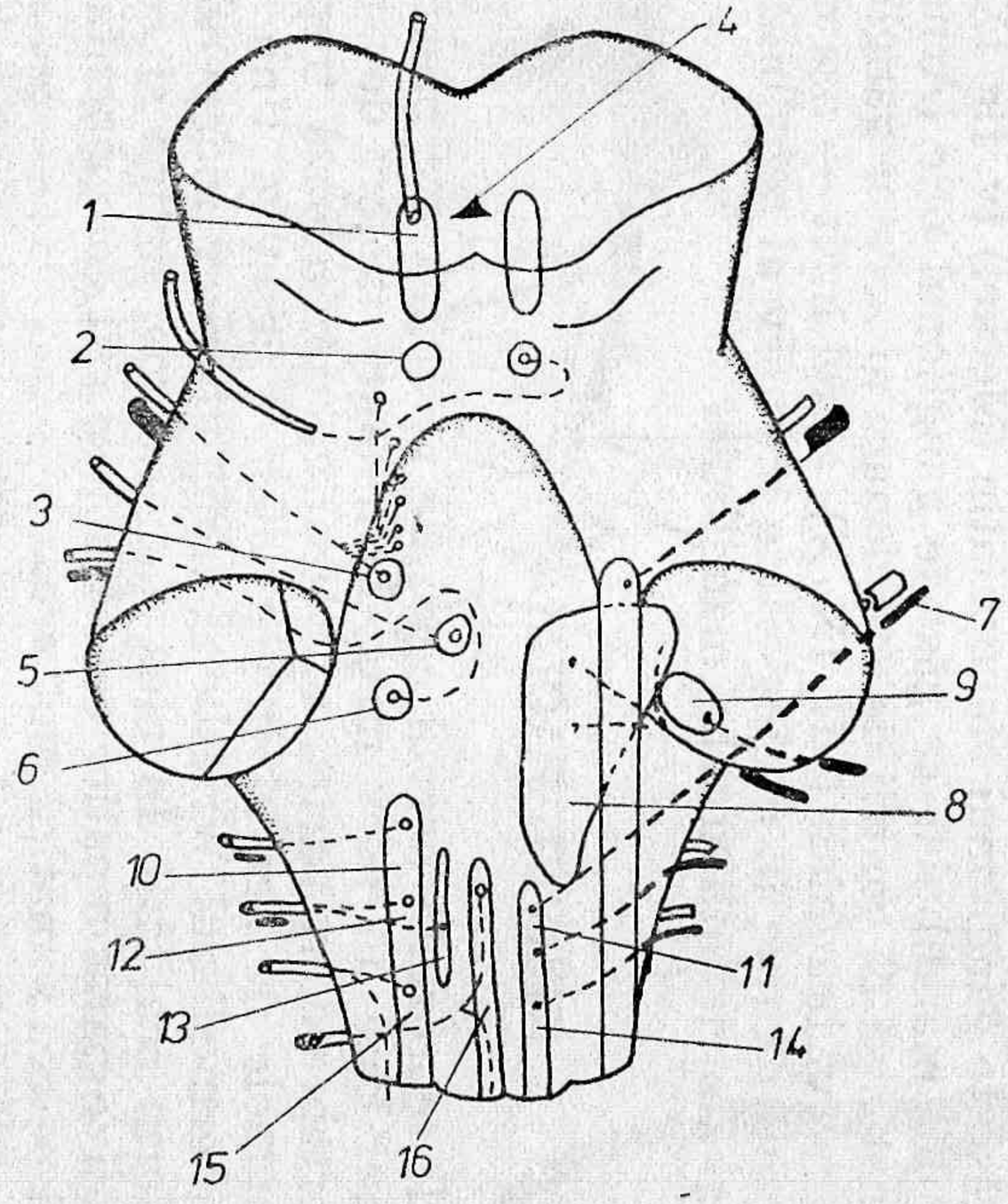


Fig. IX.14. Nucleii nervilor cranieni (după T e s t u t) :

1 — nucleul de origine al n. III ; *2* — nucleul n. IV ; *3* — nucleul masticator al n. V ; *4* — apeductul Sylvius ; *5* — nucleul n. VI ; *6* — nucleul n. VII motor ; *7* — n. VII senzitiv (Wriesberg) și nucleul său ; *8* — nucleii vestibulari ai n. VIII ; *9* — nucleii acustici ai n. VIII ; *10* — nucleul motor al n. IX ; *11* — nucleul senzitiv al n. IX ; *12* — nucleul motor al n. X ; *13* — nucleul vegetativ al n. X ; *14* — nucleul solitar (de primă stație pe calea senzitivă a n. X) ; *15* — nucleul bulbar al n. XI (nucleul ambiguu) ; *16* — nucleul de origine al n. XII.

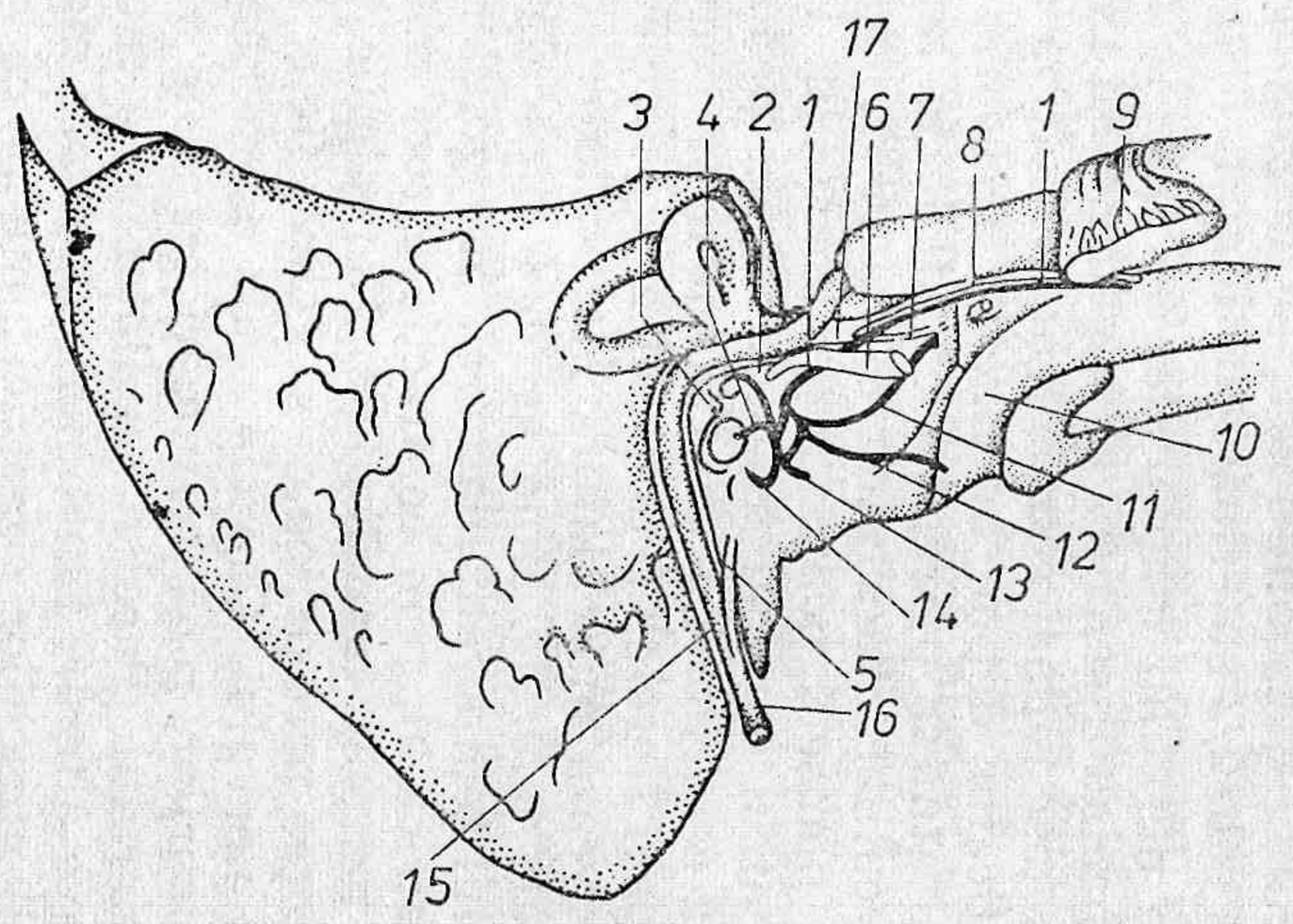


Fig. IX.15. Nervul facial în porțiunea pietroasă (după H o r e l a c q u e) :

1 — marele n. pietros profund ; *2* — n. ferestrei ovale ; *3* — piramida temporală ; *4* — n. ferestrei rotunde ; *5* — n. coarda timpanului ; *6* — mușchiul ciocanului ; *7* — micul n. pietros superficial ; *8* — marele n. pietros superficial ; *9* — ganglionul Gasser secționat ; *10* — canalul carotidian deschis ; *11* — micul n. pietros profund ; *12* — filet caroticotimpanic ; *13* — n. trompei Eustachio; *14* — n. Jacobson ; *15* — apeductul Faloppe; *16* — n. facial ; *17* — ganglionul geniculat.

al ventriculului IV, în dreptul eminenței terres, profund și puțin lateral față de nucleul nervului VI (fig. IX.14). Laolaltă, fibrele facialului emerg pe fața ventrală a trunchiului cerebral, la nivelul fosetei supraolivare situată lateral în șanțul bulbopontin. De aici, nervul se orientează în sus și în afară, pătrunde în conductul auditiv intern pe care apoi îl părăsește prin orificiul supero-anterior aflat în profunzimea acestuia. Odată ieșit din conductul auditiv intern, facialul se angajează în apeductul Faloppe pe care îl parcurge în întregime, urmărindu-i fidel cele trei porțiuni și două coturi. Astfel porțiunea orizontală și anterolaterală ține pînă la primul cot situat în dreptul hiatusului Faloppe. A doua porțiune este transversală și oblică dinăuntru în afară, iar al doilea cot orientează nervul vertical, către orificiul stilomastoidian, pe unde părăsește craniul (fig. IX.15).

Nervul facial motor

Fibrele motorii ale facialului pleacă din nucleul pontin menționat, se orientează către planșeul ventriculului IV, înconjoară nucleul de origine al nervului VI determinînd astfel dimensiunile eminenței terres, apoi revin către fața ventrală a punții pe care o părăsesc prin foseta supraolivară. Străbate apoi osul temporal, trecînd așa cum am arătat, prin conductul auditiv intern și conductul Faloppe pînă la orificiul stilomastoidian. Părăsind temporalul, nervul facial se orientează în jos și înainte, străbate glanda parotidă, ramificîndu-se apoi în două brațe terminale : brațul temporofacial care se distribuie la mușchii auriculari, frontal, palpebral, orbicular, zigomatic (mare și mic), ridicătorul propriu al buzei superioare, ridicătorul comun al aripilor nasului și buzei superioare și la dilatatorul nărilor iar prin fibrele bucale la buccinatori și la partea superioară a orbicularului buzelor ; brațul cervicofacial se distribuie la mușchii : rizorius, triunghiularul buzelor, patratul mentonier și pielosul gîtului (platisma) (fig. IX.16). Dintre colateralele mai importante ale facialului motor, menționăm marele și micul nerv pietros superficial, care se desprind la nivelul primului cot al apeductului Faloppe în dreptul ganglionului geniculat și nervul scăriței. Pietroșii superficiali reprezintă partea pretrematică a facialului (v. fig. IX.15) ; nervul scăriței (din urechea medie) se distribuie la mușchiul acesteia, desprinzîndu-se din porțiunea descendentă a facialului.

Nervul facial senzitiv (intermediarul Wriesberg), își are originea în ganglionul geniculat, axonii neuronilor acestuia mergînd paralel cu fibrele motorii pînă la foseta supraolivară. De aici ei pătrund în planșeul bulbar al ventriculului IV unde fac sinapsă la nivelul nucleului solitar (v. fig. IX.14), porțiunea cranială, care alături de porțiunea caudală (ce aparține nervului IX), constituie nucleul Nageotte, cu funcții exclusiv gustative. Fibrele postnucleare care însoțesc fasciculul medial Reil, se termină apoi în centrul gustativ din cortexul postrolandic, via talamus. Dendritele neuronilor din ganglionul geniculat însoțesc facialul motor pînă aproape de orificiul stilomastoidian, de unde se abat, constituind nervul coarda timpanului, care trece prin procesul mastoidion parcurge casa timpanului, trecînd prin membrana timpanului, iese din craniu în spațiul maxilofaringian orientîndu-se către nervul lingual (al trigemenului) (v. fig. IX.16) pe care îl însoțește pînă la mucoasa linguală unde se distribuie la cele 2/3 anterioare ale limbii. Intermediarul Wriesberg asi-

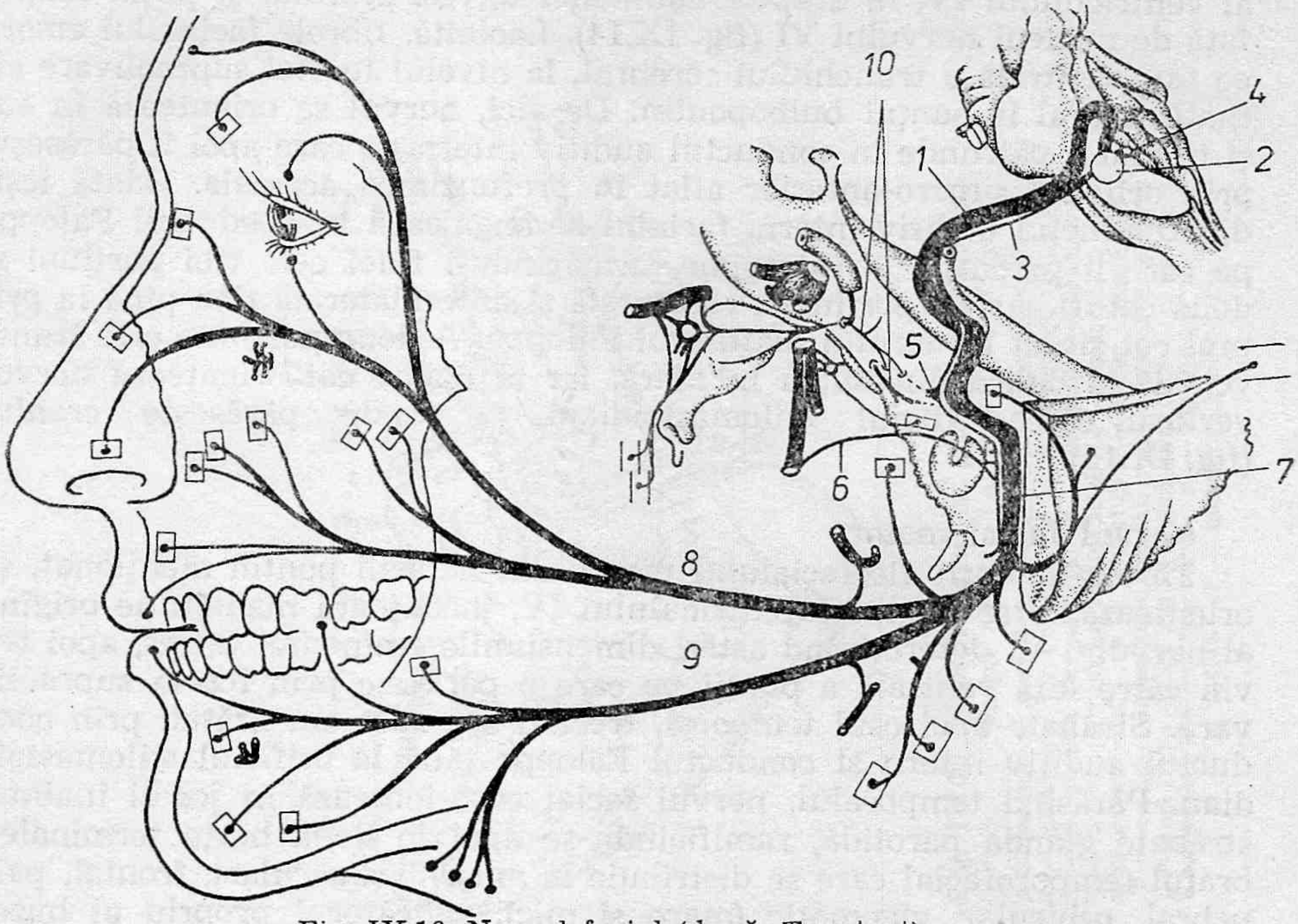


Fig. IX.16. Nervul facial (după Testut):

1 — n. facial motor ; *2* — nucleul de origine al facialului motor ; *3* — n. Wriesberg (facial senzitiv) ; *4* — nucleul de primă stație al n. Wriesberg ; *5* — ganglionul geniculat ; *6* — n. coarda timpanului ; *7* — apeductul Faloppe ; *8* — brațul temporofacial al facialului motor ; *9* — brațul cervicofacial al facialului motor ; *10* — n. marele și micul pietros superficial.

gură și inervația senzitivă a tegumentului ce căptușește conductul auditiv extern. Deci, informațiile culese de dendritele neuronilor din ganglionul geniculat sînt aduse pe calea nervului Wriesberg la nucleul solitar, iar de aici, via talamus, în piciorul girului postcentral unde — cum menționam — este localizat centrul gustativ cortical.

Partea organovegetativă a facialului motor își are originea în nucleul lacrimonazal Yagita, situat înapoia nucleului somatic motor. Acest nucleu are forma unei rachete, se întinde de la coroana vegetativă salivară pînă la nucleul vagospinalului. Se apreciază că, acest nucleu are conexiuni cu nucleul trigemenului, ca și cu centrii optici, contribuind la actul plînsului reflex și psihic. Fibrele care părăsesc nucleul Yagita, însoțesc facialul motor pînă la ganglionul geniculat de unde se abat constituind nervul marele pietros superficial. Acesta este însoțit de nervul marele pietros profund care este un ram al nervului Jacobson, la rîndul său ram al nervului IX și de un ram carotidian simpatic. Laolaltă acești nervi formează nervul vidian care străbate hiatusul Faloppe, părăsește craniul, ajunge în fosa pterigomaxilară, unde abordează ganglionul sfenopalatin. Aici fibrele marelui nerv pietros superficial fac sinapsă, iar fibrele postsinaptice inervează glandele lacrimale, glandele mucoase și glandele nazale stimulîndu-le activitatea (fig. IX.17).

Partea organovegetativă a facialului senzitiv își are originea în nucleul salivar superior reprezentat de o trenă lungă de celule situate în aria dorsală a punții, etalată aproximativ între nucleul masticator al trigemenului și nucleul motor al facialului. Axonii neuronilor din acest

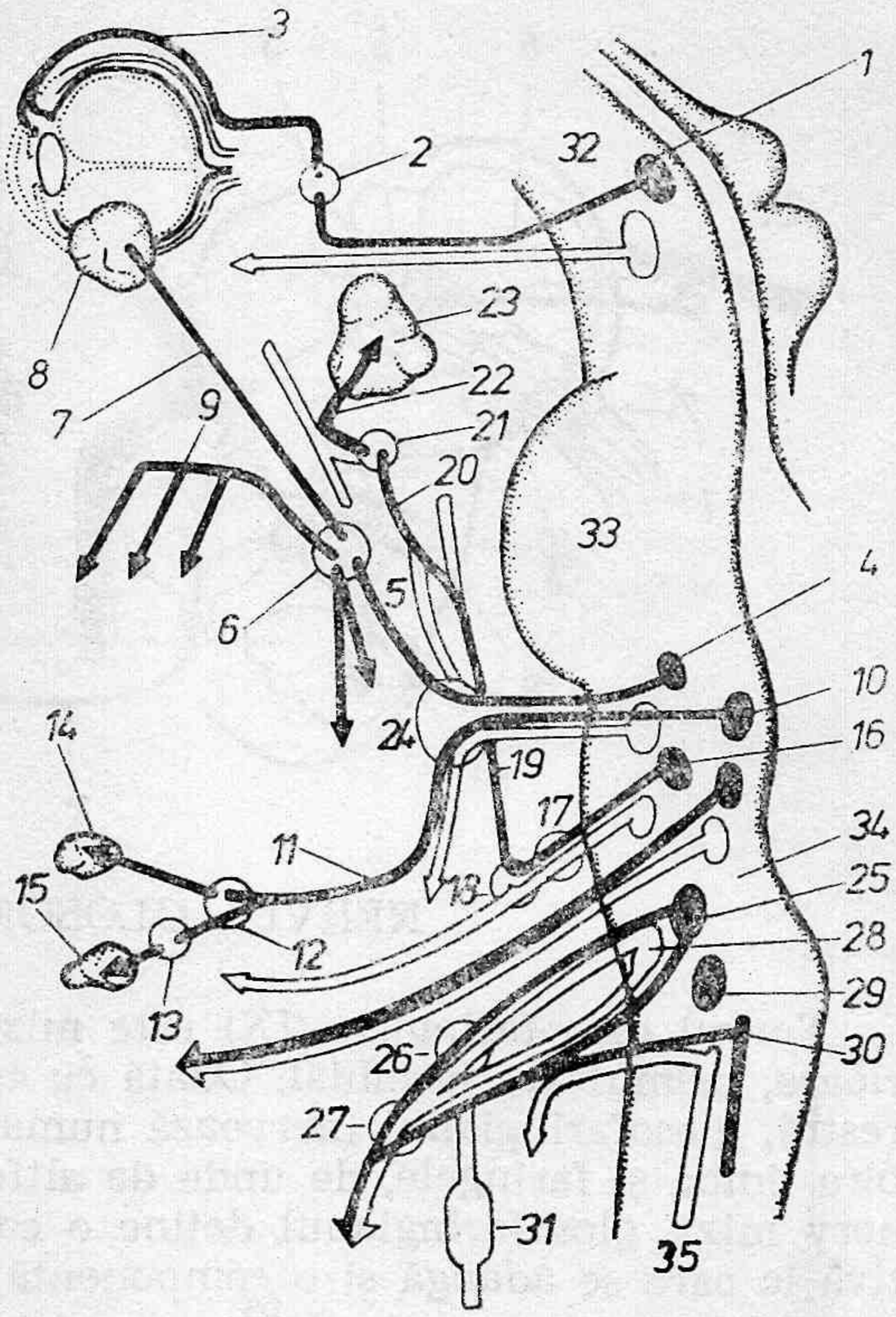


Fig. IX.17. Sistematizarea sistemului parasimpatic cranian (după Testut):

1 — nucleul pupilar (III); *2* — ganglionul oftalmic; *3* — n. ciliari scurți; *4* — nucleul lacrimo-muco-nazal (VII); *5* — n. vidian; *6* — ganglionul sfenopalatin; *7* — arcada orbito-nazală; *8* — glanda lacrimală; *9* — n. nazali și nazopalatini; *10* — nucleul salivar superior (VII); *11* — coarda timpanului; *12* — ganglionul submaxilar; *13* — ganglionul Langley; *14* — glanda sublinguală; *15* — glanda submaxilară; *16* — nucleul salivar inferior; *17* — ganglionul Ehrenritter; *18* — ganglionul Andersch; *19* — n. Jacobson; *20* — micul n. pietros profund; *21* — ganglionul otic; *22* — n. auriculotemporal; *23* — glanda parotidă; *24* — ganglionul geniculat; *25* — nucleul dorsal al vagului; *26* — ganglionul jugular; *27* — ganglionul plexiform; *28* — nucleul ambiguu (porțiunea n. X); *29* — nucleul solitar (porțiunea n. X); *30* — nucleul bulbomedular al n. XI (spinal, accesoriu); *31* — ganglionul cervical superior; *32* — pedunculii cerebrali; *33* — puntea; *34* — bulbul; *35* — măduva spinării.

nucleu însoțesc nervul Wriesberg pînă la limbă, unde, se distribuie la ganglionii parasimpatici submaxilari și sublinguali. Fibrele postganglionare inervează glandele salivare cu același nume, stimulîndu-le secreția (v. fig. IX.17).

Revenind asupra componenței facialului, de data aceasta sub aspect funcțional putem afirma că : facialul motor guvernează expresia feței — mimica — fiind coordonat de cortextul frontal și sistemul striat. Prin alterarea funcțiilor corpilor striați are loc deteriorarea expresiei reflexe, producîndu-se mișcări dezordonate ale feței, ca în maladia Parkinson ; facialul senzitiv răspunde de sensibilitatea superficială a urechii, conductului auditiv extern, timpanului și a celor 2/3 anterioare ale limbii, pe de o parte, iar pe de alta, el exercită și funcția senzorială gustativă culegînd informații specifice de la mugurii gustativi ai celor 2/3 anterioare ale limbii. Leziuni situate deasupra corzii timpanului declanșează tulburări ale senzației gustative asociate cu paralizia nervului. Explorarea simțului gustativ este însă dificilă, deoarece consecințele unei leziuni unilaterale a nervului sînt suplinite de nervul simetric și de nervul glosofaringian. În sfîrșit, facialul neurovegetativ intervine esențial în secreția lacrimală, a glandelor muconazale, a glandelor salivare sublinguale și submaxilare. Dacă nervul este lezat unilateral deasupra corzii timpanului, iar marele pietros superficial este paralizat, apar tulburări de secreție lacrimală în sensul că bolnavul este în imposibilitatea de a plînge pe partea respectivă.

Facialul mai deține și o funcție vasomotorie prin fibrele aduse de coarda timpanului la vasele sanguine ale limbii și ale glandelor salivare.

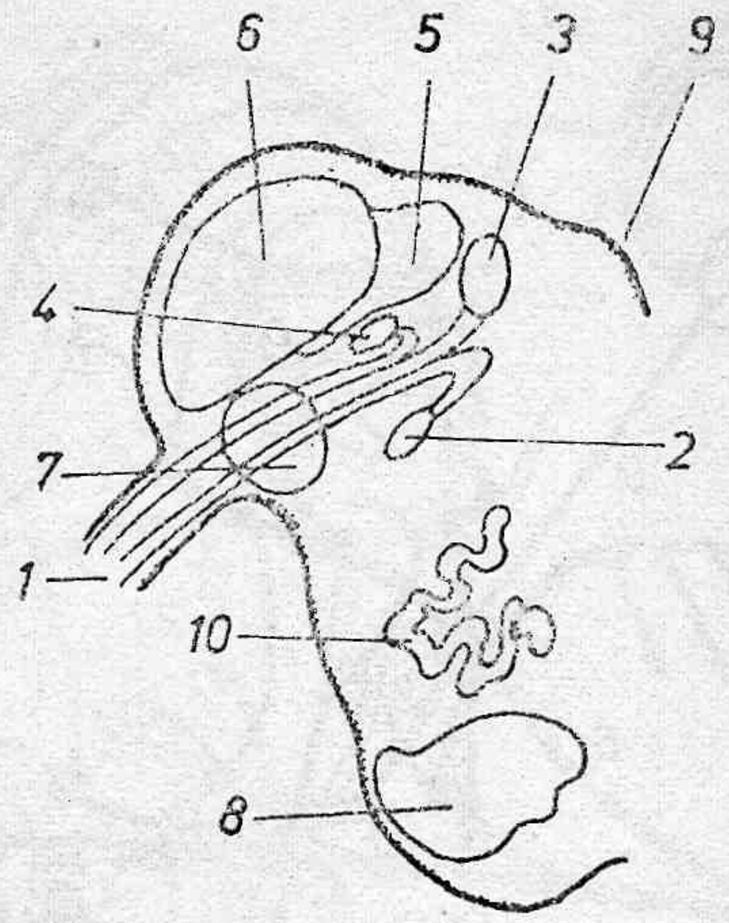


Fig. IX.18. Originea și releele terminale ale nervului glosofaringian (IX) (după T e s t u t) :

1 — n. glosofaringian ; *2* — nucleul ambiguu (motor) ; *3* — nucleul parasimpatic dorsal ; *4* — nucleul solitar ; *5* — nucleul Deiters ; *6* — corpul restiform ; *7* — rădăcina descendentă senzitivă a n. trigemen ; *8* — piramida anterioară ; *9* — ventriculul IV ; *10* — oliva bulbară.

NERVUL GLOSOFARINGIAN

Nervul glosofaringian (IX) este mixt, inervînd, la vertebratele inferioare, primul arc branhial. Odată cu trecerea vertebratelor la viața terestră, glosofaringianul inervează numai vestigiile acestui arc, cu deosebire limba și faringele, de unde de altfel, își capătă și numele. Fiind un nerv mixt, glosofaringianul deține o componentă motoare și una senzitivă la care se adaugă și o componentă vegetativ-parasimpatică.

Componenta motoare își are originea în nucleul ambiguu din bulb, iar cea senzitivă în ganglionul intracranian Ehrenritter și ganglionul Andersch (pietros) localizat sub gaura sfîșiată posterioară. Laolaltă, cele două componente emerg în șanțul latero dorsal bulbar, imediat sub emergența nervului statoacustic, iar din craniu ies prin orificiul sfîșiat posterior (fig. IX.18, IX.19).

Fibrele motorii, reprezentînd partea posttrematică a nervului și care pornesc din nucleul ambiguu, după emergența din bulb, ies din craniu după care se distribuie la mușchii stilogloși, la constrictorul superior al faringelui, la stilofaringian, ca și la amigdale.

Fibrele senzitive ce reprezintă axonii neuronilor din cei doi ganglioni de origine fac sinapsă în nucleul solitar (sub partea intermediarului Wriesberg cu care alcătuiesc nucleul gustativ Nageotte) (v. fig. IX.14), apoi în talamus, iar de aici fibrele se termină în girul postcentral. Dendritele neuronilor celor doi ganglioni se distribuie la limbă, la etajul superior al faringelui, la casa timpanului și trompa Eustache, pe care le inervează senzitiv, iar cele ce se distribuie în treimea posterioară a limbii pînă la șanțul glosoepiglotic, sînt fibre senzoriale gustative. Terminațiile sale ating „V"-ul lingual pe care-l depășesc cu cîțiva centimetri intercalîndu-se cu nervul lingual al trigemenului.

Cea mai importantă colaterală a glosofaringianului senzitiv este nervul Jacobson, ce reprezintă ramura pretrematică a nervului. El se desprinde cu puțin înainte de ganglionul Andersch, se orientează înainte și pătrunde în casa timpanului unde emite 6 ramuri (v. fig. IX.15, IX.19) : ramura posterioară care se distribuie la mucoasa din jurul ferestrei ro-

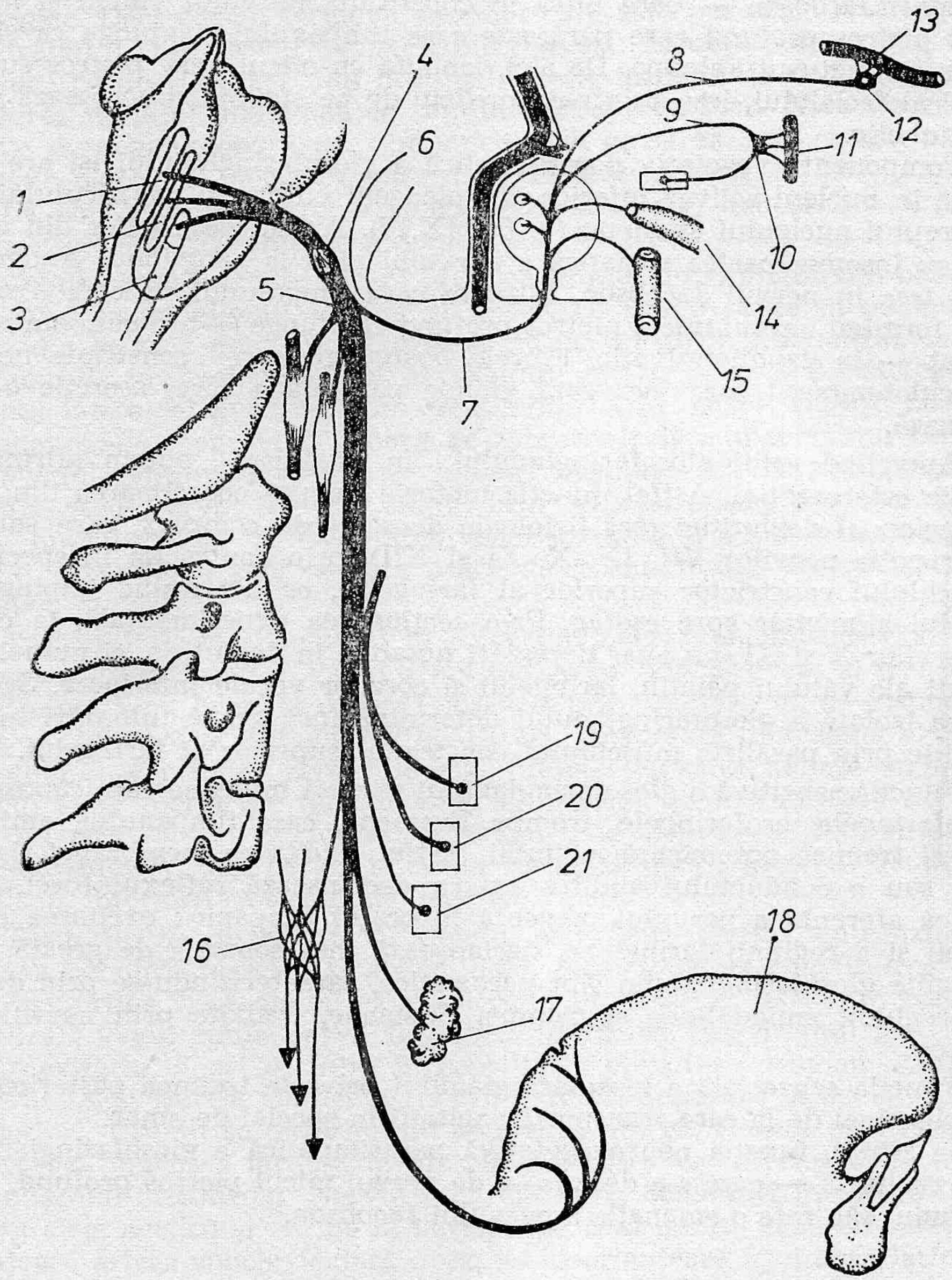


Fig. IX.19. Nervul glosofaringian (după T e s t u t) :

1 — nucleul dorsal ; *2* — nucleul solitar ; *3* — nucleul ambiguu ; *4* — ganglion Ehrenritter ; *5* — ganglion Andemch ; *6* — orificiul sfîșiat posterior (jugular) ; *7* — n. Jacobson ; *8* — marele n. pietros profund ; *9* — micul n. pietros profund ; *10* — ganglion otic ; *11* — n. maxilar inferior ; *12* — ganglion sfenopalatin ; *13* — n. maxilar superior ; *14* — trompa Eustachio ; *15* — artera carotidă internă ; *16* — plexul faringian ; *17* — amigdală ; *18* — limba ; *19* — mușchiul stilofaringian ; *20* — m. stiloglos ; *21* — m. glosostafilin.

tunde și ovale, ramura anterioară care se distribuie la mucoasa ce căptușește trompa Eustache, ramura pentru plexul simpatic ce ambiază carotida internă, marele nerv pietros profund — ca principală ramură a nervului Jacobson — care intră în constituția nervului vidian și micul nerv pietros profund care părăsește casa timpanului și ajunge ca și cel mare, în hiatusul Faloppe. De aici, laolaltă cu micul nerv pietros superficial al facialului, iese printr-un orificiu de pe sfenoid și acroșează ganglionul otic.

Componenta vegetativ parasimpatică a glosofaringianului își are originea în nucleul salivar inferior din planșeul bulbar al ventriculului IV, în dreptul nucleului ambiguu (v. fig. IX.17). Axonii neuronilor din acest nucleu însoțesc partea somatică a nervului pînă la ganglionul Andersch, apoi trec în nervul Jacobson, intră în casa timpanului pe care o părăsesc formînd nervul micul pietros profund ce ajunge — așa cum am menționat — la ganglionul otic. Fibrele postganglionare constituie nervul auriculotemporal care inervează glanda parotidă a cărei secreție o stimulează.

Apreciind rolul glosofaringianului în organism putem afirma că acesta este esențial. Astfel, funcția motorie asigură coordonarea timpului faringian al deglutiției (act fiziologic deosebit de complex, care solicită intervenția nervilor VII, IX, X, XI și XII), prin contracția în special a mușchiului constrictor superior al faringelui, ce determină împingerea bolului alimentar spre esofag. Prin secționarea experimentală, la cîine, a nervilor X și XI, nu apar dereglări notabile în deglutiție, ci numai paralizii ale vălului palatin, laringelui și corzilor vocale inferioare. Secționarea izolată a glosofaringianului determină însă grave tulburări în deglutiție prin paralizia mușchiului constrictor superior al faringelui.

Funcția senzitivă a glosofaringianului vizează mucoasa care căptușește nazofaringele, orofaringele, trompa Eustache, casa timpanului, amigdalele și treimea posterioară a limbii. Astfel, excitarea membranei timpanice sau a conductului auditiv extern declanșează reflexul tusei, prin partea aferentă a nervului prezentă în brațul timpanic ; excitarea bazei limbii și a regiunii faringiene, declanșează însă senzația de greață. Nevralgiile glosofaringianului sînt paroxistice, caracterizîndu-se prin dureri ale regiunii amigdaliene și trompei Eustache, iradiate prin nervul Jacobson.

Funcția senzorială a glosofaringianului privește treimea posterioară a limbii, nivel de la care transportă excitații în special de amar.

În sfîrșit, funcția neurovegetativă parasimpatică a glosofaringianului este realizată — cum s-a descris — de nervul micul pietros profund, care la rîndul său este o emanație a nervului Jacobson.

NERVUL VAG SAU PNEUMOGASTRIC

Nervul vag (X) este un nerv mixt, dominant vegetativ parasimpatic și somatic. Este numit pneumogastric deoarece se distribuie în principal la plămîni și stomac ; este numit vag, deoarece teritoriul său de distribuție este încă imprecis cunoscut.

La vertebratele inferioare el inervează cu cîte un ram, arcurile branhiale 2—4—n, fiecare din aceste ramuri prezentînd cîte un ganglion. La Sauropside și Mamifere, vagul rămîne numai cu doi ganglioni : ganglio-

nul jugular și ganglionul plexiform (nodos), distal. O dată cu regresia arcurilor branhiale are loc și o atrofie a ramurilor sale corespunzătoare, deși se admite că din vagul 1 (care inervează arcul branhial 2) și din vagul 3 (care inervează arcul branhial 4) se păstrează fibre care inervează laringele. Deci nervul laringeu superior care este pur senzitiv ar proveni din vagul 1, iar nervul laringeu inferior sau recurent, din vagul 3. Pe măsura reducerii aparatului branhial, crește importanța vagului prin extinderea ramului intestinal, ce conține aproape exclusiv fibre viscerosenzitive și preganglionare parasimpatice, ram ce se extinde caudal pînă la intestin pe care îl inervează alături de celelalte viscere.

La om, vagul prezintă o componentă motoare, una senzitivă și o a treia vegetativ parasimpatică, dominantă.

Componenta motoare își are originea în nucleul ambiguu din bulb, cea senzitivă în ganglionul jugular și nodos, cu primă stație în nucleul solitar din bulb, a doua în talamus și ultima în girul postcentral, iar cea vegetativă, în nucleul dorsal al vagului din bulb, nucleu omologat cu cornul lateral al măduvei spinării (v. fig. IX.14, IX.17, IX.20). Laolaltă, componentele menționate emerg pe fața ventrală a trunchiului cerebral la nivelul șanțului laterodorsal bulbar, imediat sub emergența nervului IX. Apoi nervul iese din craniu prin orificiul sfîșiat posterior, merge de-a lungul gîtului în intimitatea venei jugulare și a arterei carotide interne, etalîndu-se apoi pe fața profundă a mușchiului sternocleidomastoidian.

Traiectul toracoabdominal al celor doi nervi pneumogastrici, este oarecum diferit. Astfel, vagul drept merge pe flancul drept al traheei, se încrucișează cu bronhia dreaptă, trecînd prin spatele ei, se dispune pe fața posterioară a esofagului (fig. IX.21), perforează diafragma abordînd ganglionul semilunar care primește filetele nervului marele splanhnic. Vagul stîng merge pe flancul stîng al traheei, se încrucișează cu crosa aortică prin fața ei, perforează diafragma, se dispune pe fața anterioară a esofagului (v. fig. IX.21) și emite terminal nervii gastrici (superiori, mijlocii, inferiori) ca și ramuri hepatice.

Teritoriul de distribuție al vagului este foarte extins, cuprinzînd regiunea cefalică, toracică și abdominală, participînd la constituirea tuturor plexurilor viscerale cu excepția celui hipogastric. Astfel, în regiunea cervicală vagul emite nervii faringieni, desprinși din dreptul ganglionului plexiform, nervi ce intră în constituția plexului faringian alături de nervul IX și fibrele simpatice, nervii cardiaci superiori și nervii laringei superiori. Ultimii se desprind de asemenea din ganglionul plexiform dar inervează mucoasa laringelui, mușchiul constrictor inferior al faringelui și mușchiul cricotiroid. Nervul recurent stîng constituit în torace înconjoară cîrja aortică și revine la laringe, pe cînd nervul recurent drept înconjoară artera subclaviculară dreaptă, se orientează apoi spre laringe ai cărui mușchi îi inervează. Se presupune că, nervii recurenți au ajuns în torace o dată cu deplasarea inimii dintr-o poziție cranială în regiunea toracică.

În torace, vagul emite ramuri bronșice, cardiace, pulmonare și esofagiene care în asociere cu ramurile simpatice alcătuiesc plexurile nervoase corespunzătoare (bronșic, cardiac etc.) care trimit fibre la viscerele respective.

Funcția motoare a vagului se exercită asupra musculaturii faringelui (mușchiul constrictor mijlociu și inferior) și laringelui. Paralizia sa uni-

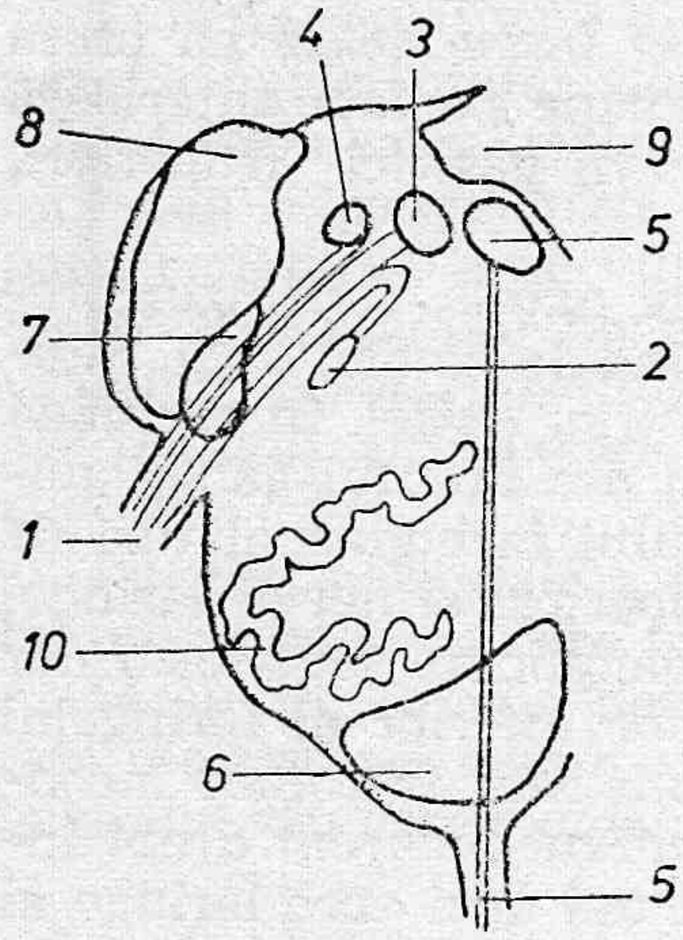


Fig. IX.20. Nucleii vagului (după Testut):

1 — n. pneumogastric (vag) ; *2* — nucleul ambiguu ; *3* — nucleul dorsal (parasimpatic) ; *4* — nucleul solitar ; *5* — nucleul hipoglosului ; *5'* — n. hipoglos ; *6* — piramida anterioară ; *7* — rădăcina descendentă a trigemenului ; *8* — corp restiform ; *9* — ventriculul IV ; *10* — oliva bulbară.

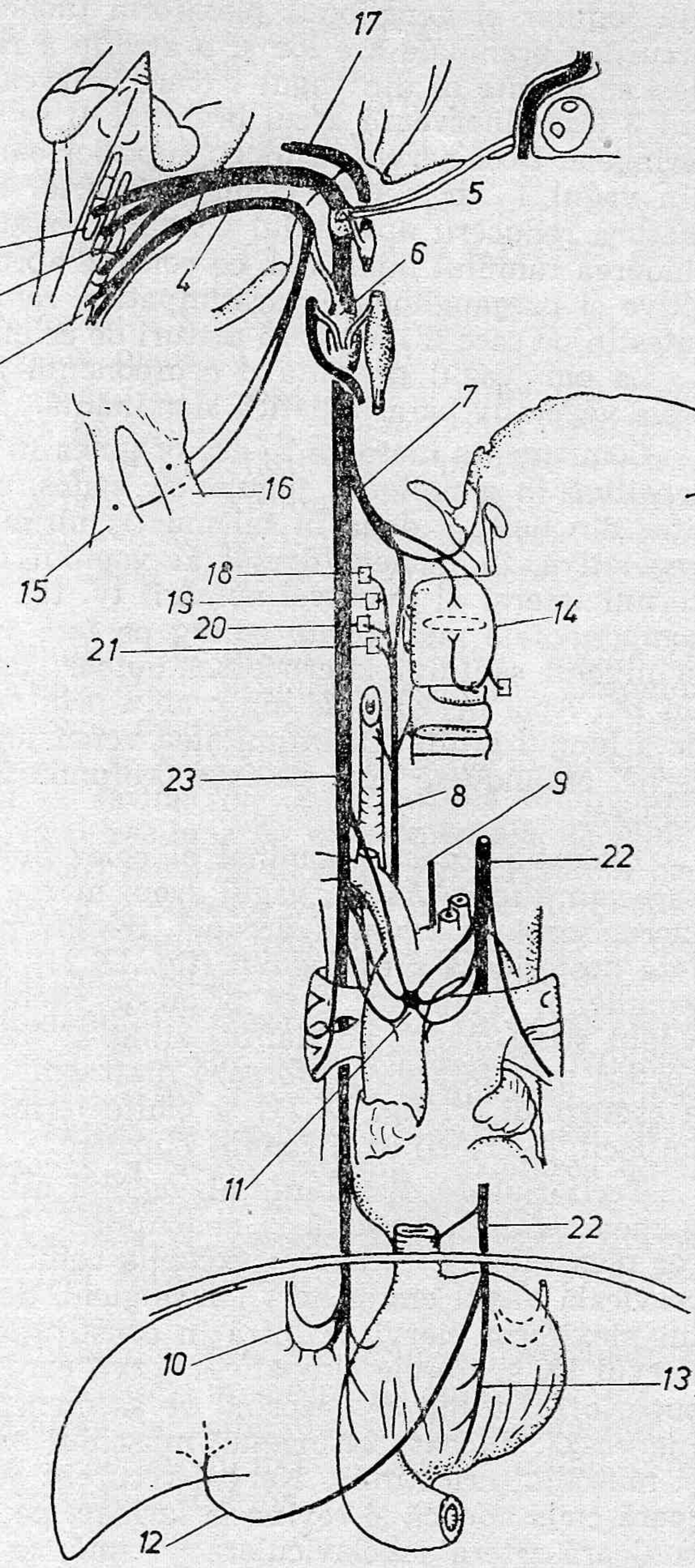


Fig. IX.21. Nervii vag și spinal (după Testut):

1 — nucleul dorsal ; *2* — nucleul solitar ; *3* — nucleul ambiguu ; *4* — n. spinal (accesoriul vagului) ; *5* — ganglionul jugular ; *6* — ganglionul plexiform (nodos) ; *7* — n. laringeu superior ; *8* — n. recurent drept ; *9* — n. recurent stîng ; *10* — ganglionul semilunar drept ; *11* — ganglionul cardiac ; *12* — ramurile hepatice ale vagului stîng ; *13* — n. gastrici ; *14* — n. laringeu extern ; *15* — mușchiul trapez ; *16* — mușchiul sternocleidomastoidian ; *17* — n. glosofaringian ; *18* — m. crico-aritenoid posterior ; *19* — m. ari-aritenoidian ; *20* — m.crico-aritenoid; *21* — m. tiro-aritenoid; *22* — n. vag stîng; *23* — n. vag drept.

laterală determină tulburări lejere de deglutiție, dar cea bilaterală instalează dificultăți în vorbire (vocea devine nazală) și suprimarea actului sucțiunii (lichidele refulează pe nas). Lezarea nervilor laringei, care inervează musculatura laringelui afectează regiunea glotică și corzile vocale, alterînd vorbirea și respirația.

Funcția senzitivă a vagului vizează mucoasa etajului inferior al faringelui, a laringofaringelui și a întregului laringe. Anestezia acestor mucoase poate determina tulburări în deglutiție.

Funcția neurovegetativă a vagului este cel mai pregnant exprimată, teritoriile de distribuție ale componentei parasimpatice fiind considerabil extinse, ele adresîndu-se în principal sistemului respirator, circulator și digestiv. Parasimpaticul motor controlează musculatura netedă a sistemului digestiv și respirator, ritmul și debitul cardiac și intervine de asemenea în funcționarea unor glande endocrine și a glandelor digestive. Excitarea vagului instalează hipersalivația, dispneea de efort, bradicardie, accese de tuse. Secționarea nervului determină tahicardie, iar secționarea bilaterală este fatală prin dispnee și aritmie cardiacă. Vagul controlează de asemenea centrul vomitiv (al emezei), avînd astfel rol în protejarea sistemului digestiv de prezența unor factori chimici sau fizici nocivi. Se consideră că centrul emezei este localizat în planșeul ventriculului IV în vecinătatea centrului respirator și al nucleului vagului. Răspunsul acestui centru la diverși stimuli cu originea în esofag, stomac, intestin se realizează prin fibrele centrifuge ale vagului care declanșează mișcări peristaltice ale stomacului deschizînd cardia, iar prin nervul frenic declanșează contracția diafragmei și a musculaturii abdominale. Originea stimulilor centrului vomitiv poate fi și glosofaringiană sau labirintică vestibulară.

NERVUL SPINAL SAU ACCESORIUL WILLIS

Nervul spinal (XI) se mai numește și accesoriul vagului deoarece fibrele cu originea în partea caudală a nucleului ambiguu însoțesc nervul vag. Se numește spinal deoarece conține fibre cu originea în măduva spinării. Fibrele medulare inferioare ce se nasc în dreptul segmentelor C_5—C_6 merg vertical în sus, culeg fibrele de origine mijlocie și superioară, pătrund în craniu pe marginea laterală a marelui foramen și apoi laolaltă merg lateral, se asociază cu fibrele bulbare și se angajează în gaura sfîșiată posterioară, prin care părăsesc craniul. Emerge caudal în șanțul laterodorsal al bulbului.

Nervul spinal este exclusiv motor, se distribuie la mușchiul sternocleidomastoidian și trapez (v. fig. IX.21).

NERVUL HIPOGLOS

Nervul hipoglos (XII) este un nerv exclusiv motor care se omologhează cu o rădăcină anterioară a unui nerv spinal. Își are originea în nucleul numit trigonul hipoglosului sau aripa albă internă din planșeul bulbar al ventriculului IV. Axonii neuronilor din acest nucleu trec de pe fața dorsală a tegmentului bulbar către partea ventrală și emerg prin numeroase filete (pînă la 12) în șanțul preolivar sau lateroventral

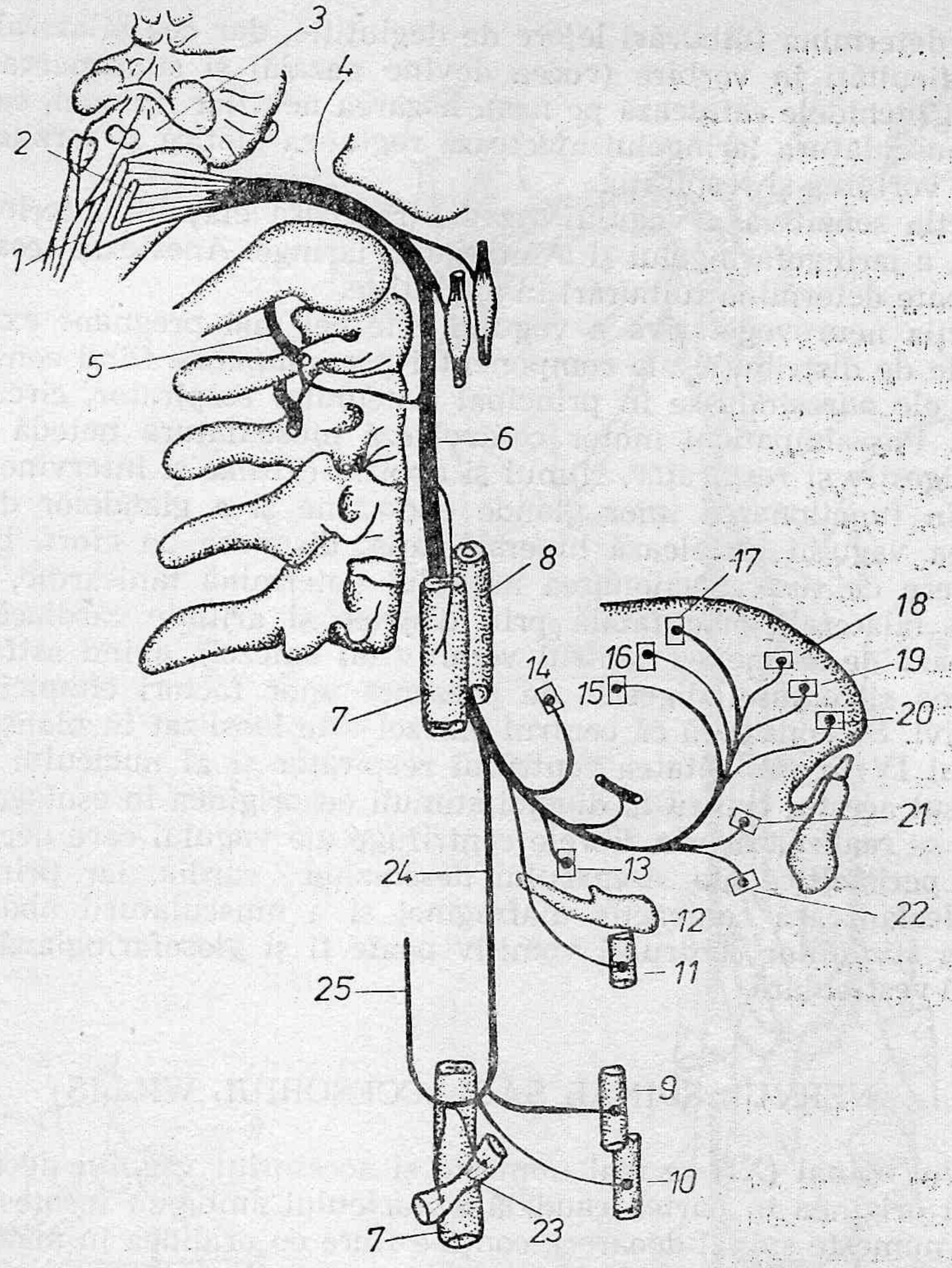


Fig. IX.22. Nervul marele hipoglos (după T e s t u t) :

1 — nucleul principal al hipoglosului ; *2* — nucleul accesoriu al hipoglosului ; *3* — planșeul ventriculului IV ; *4* — orificiul condilian anterior ; *5* — n. cervical I ; *6* — n. marele hipoglos; *7* — vena jugulară internă; *8* — artera carotidă ; *9* — m. sternohioidian ; *10* — m. sternotiroidian; *11* — m. tirohioidian; *12* — osul hioid ; *13* — m. hioglos ; *14* — m. stiloglos ; *15* — m. palatoglos ; *16* — m. faringoglos ; *17* — m. amigdaloglos ; *18* — m. lingual superior ; *19* — m. lingual inferior ; *20* — m. transvers ; *21* — m. genioglos ; *22* — m. geniohioid ; *23* — m. omohioid ; *24* — brațul descendent al hipoglosului ; *25* — brațul descendent al plexului cervical.

al bulbului. De aici, filetele se asociază formînd nervul propriu-zis, care se orientează către orificiul condilian anterior pe unde părăsește craniul. După un scurt traiect vertical, nervul descrie o curbă cu concavitatea înainte și în sus, trecînd prin spațiul laterofaringian, regiunea carotidei și cea suprahioidiană și se aplică pe latura limbii în care pătrunde pentru a inerva mușchii faringoglos, amigdaloglos, genioglos, transvers, lingual superior și inferior. Fibrele care depășesc limitele limbii pătrund în mușchiul tireohioid, sternohioid și omohioid (fig. IX.22). Centrul hipoglosului este situat în piciorul girului precentral, în vecinătatea centrilor masticatori ; de aici, prin intermediul căii piramidale, comenzile motrice voluntare ajung la nucleul hipoglosului din bulb.

NERVUL STATO-ACUSTIC SAU ACUSTICOVESTIBULAR

Nervul stato-acustic (VIII) este un nerv senzorial care deține două componente, la rîndul lor considerate nervi independenți : componenta auditivă sau cohleară și componenta statică sau vestibulară. Componenta auditivă își are originea în ganglionul spiralat Corti din urechea internă și în ganglionul Boettcher, iar componenta statică în ganglionul vestibular Scarpa, din urechea internă. Axonii celor trei ganglioni se reunesc în cadrul nervului acusticovestibular care pătrund în creier în șanțul bulbo pontin (lateral față de emergența nervului VII).

Nervul cohlear. Își are originea în ganglionul Corti. Dendritele neuronilor din acest ganglion se distribuie la celulele auditive din organul Corti care recepționează excitantul specific, iar cele care pleacă din ganglionul Boettcher culeg excitațiile din porțiunea inițială a melcului membranos. Axonii neuronilor din ganglionul Corti și Boettcher, pătrund în conductul auditiv intern printr-un orificiu situat anterior și inferior în profunzimea acestuia. După ce se desprinde de componenta vestibulară, nervul cohlear trece peste corpii restiformi și se termină în nucleul auditiv anterior și tuberculul acustic lateral (nucleul dorsal). Fibrele ce părăsesc tuberculul acustic lateral constituie stria acustică (calamus) ce se etalează pe planșeul ventricular pînă la mijlocul acestuia, nivel la care pătrund în masa nervoasă ajungînd la oliva superioară din partea simetrică. Fibrele postolivare intră în constituția fasciculului acustic central (panglica laterală Reil ; lemniscus lateralis) alături de fibrele provenite din tuberculul acustic lateral din partea corespunzătoare. Fibrele eferente ale nucleului auditiv anterior, pătrund în tegment, fac sinapsă cu oliva superioară din partea corespunzătoare, în timp ce alte fibre trec de oliva din dreptul nucleului anterior și fac sinapsă cu nucleul trapezoidal din partea simetrică ; fibrele postsinaptice intră de asemenea în constituția fasciculului acustic central (fig. IX.23). Axonii care leagă oliva superioară și nucleul trapezoidal de pe o parte cu nucleii similari simetrici alcătuiesc corpul trapezoidal. Astfel constituită, panglica Reil, se orientează înainte prin partea laterală a tegmentului și ajunge în tuberculii cvadrigemeni în care fac sinapsă puține fibre ; majoritatea fibrelor își continuă drumul prin brachium conjunctivum posterioris, pînă la corpul genunchiat intern, de unde fibrele postsinaptice pătrund în capsula internă, pe sub nucleul lenticular și se îndreaptă către girul temporal 1, ariile 41, 42, unde se termină astfel calea auditivă (fig. IX.23). De menționat că în constituția panglicii Reil, afară de componentele menționate se mai adaugă axonii celulelor din nucleul lemniscus lateralis, nucleu alcătuit dintr-o trenă de neuroni etalați între oliva superioară și tuberculul cvadrigemen posterior.

Astfel, informațiile de ordin acustic sînt transportate către centrul auditiv cortical pe calea mai multor stații nucleare : tuberculii cvadrigemeni posteriori reprezentînd numai un centru reflex auditiv, care însă la vertebratele nemamifere reprezintă centrul superior auditiv.

Nervul vestibular. Își are originea în ganglionul Scarpa. Dendritele neuronilor din acest ganglion se distribuie la macula saculară și utriculară, ca și la crestele din ampulele canalelor semicirculare, care recepționează excitanții specifici. Axonii ce constituie nervul utricular și ampular

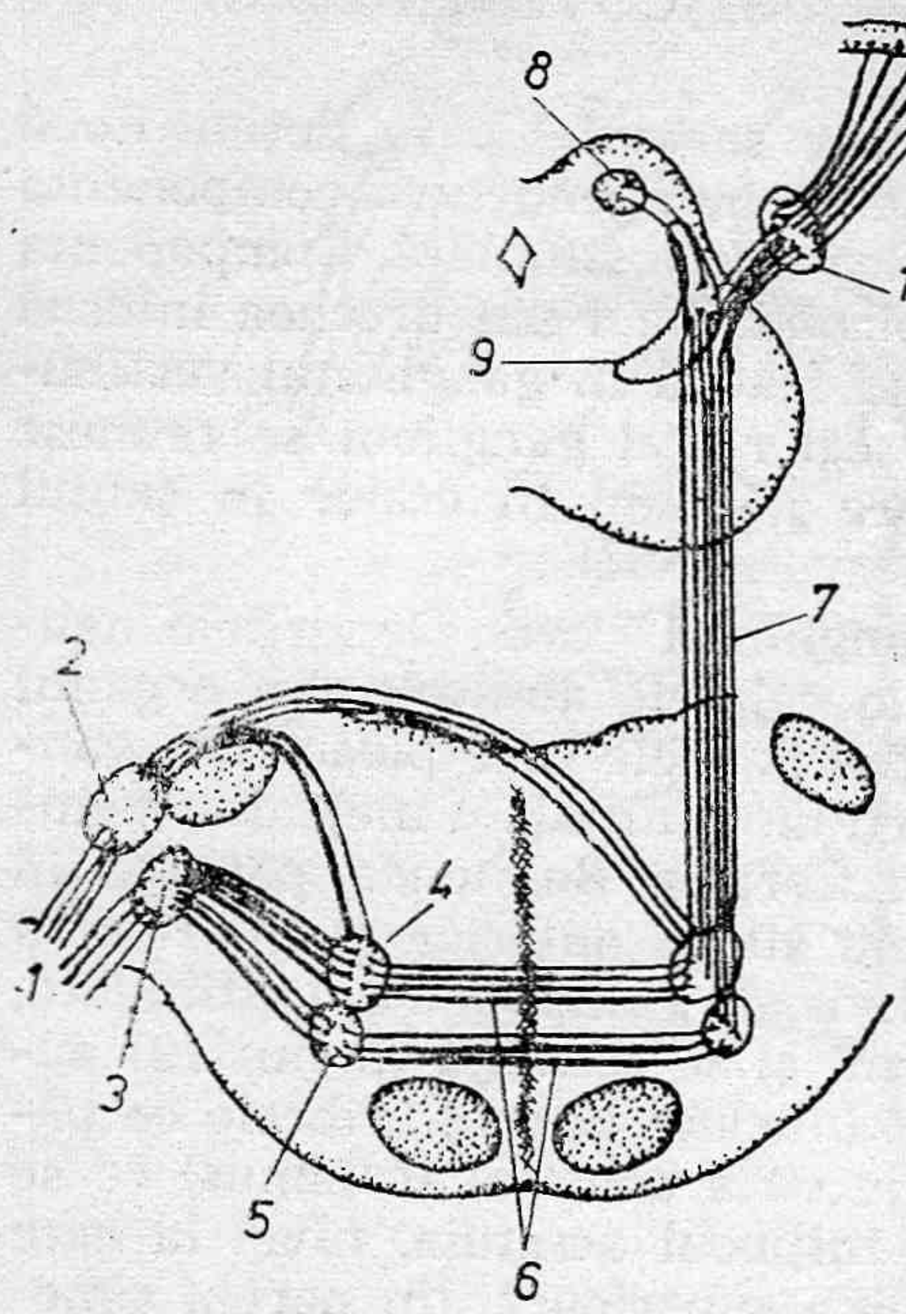


Fig. IX.23. Nucleii terminali și conexiunile centrale ale nervului cohlear (VIII) (după Gray):

1 — nervul cohlear ; *2* — nucleul cohlear dorsal ; *3* — nucleul cohlear ventral ; *4* — nucleul corpului trapezoidal ; *5* — nucleul oliva superioară ; *6* — corpul trapezoidal ; *7* — lemniscul lateral ; *8* — tubercul cvadrigemen posterior ; *9* — nucleul lemniscului lateral ; *10* — corpul genunchiat intern ; *11* — cortex.

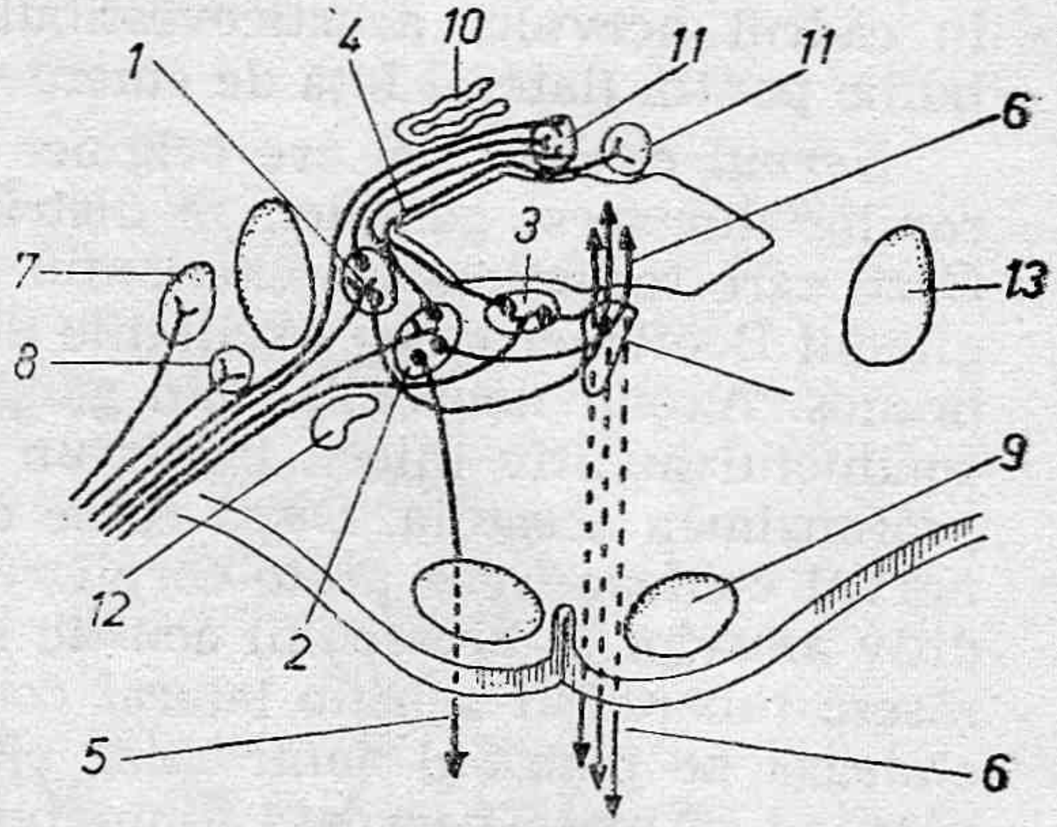


Fig. IX.24. Terminațiile și conexiunile nervului vestibular (VIII) (după Testut):

1 — nucleul Bechterew; *2* — nucleul Deiters; *3* — nucleul dorsal intern ; *4* — fibre vestibulo-cerebeloase ; *5* — fibre vestibulo-spinale; *6* — fascicul longitudinal posterior ; *7* — tubercul acustic (nucleul cohlear dorsal) ; *8* — nucleu acustic anterior (nucleu cohlear ventral) ; *9* — calea piramidală ; *10* — oliva cerebeloasă ; *11* — nucleii acoperișului ; *12* — rădăcina senzitivă a trigemenului ; *13* — fascicul spinocerebelos direct.

(extern și superior), pătrund în conductul auditiv intern printr-o arie ciuruită, superioară și caudală, din profunzimea acestuia, iar nervul sacular și ampular posterior, pătrund în conduct prin foseta vestibulară inferioară. Apoi nervul vestibular intră în trunchiul cerebral pe sub nucleii acustici și se termină în nucleii vestibulari din planșeul ventriculului IV, care sînt : nucleul dorsal extern Deiters situat sub învelișul ependimar în unghiul lateral al ventriculului, nucleul dorsal intern (triunghiular) situat superficial în dreptul aripei albe externe și nucleul Bechterew, situat lateral și înapoia nucleului Deiters. O parte din fibre însă, nu se opresc în acești nuclei, ci prin pedunculii cerebeloși superiori, ajung direct la nucleii acoperișului din cerebel. Fibrele emise de nucleii vestibulari din tegmentul pontobulbar alcătuiesc fibrele arcifere dorsale care trec în partea opusă în bandeleta longitudinală posterioară orientîndu-se ascendent și descendent (fig. IX.24). Fibrele ascendente merg la nucleii nervilor oculomotori, iar cele descendente merg la coarnele anterioare ale măduvei spinării. Aceasta reprezintă calea vestibulo spinală prezentă la majoritatea vertebratelor. Se presupune, fără a fi dovedit, că ar exista și o cale ascendentă vestibulocorticală alcătuită din doi neuroni ce ar coordona activitatea motorie necesară păstrării echilibrului.

X. POIKILOTERMIE, HOMEOTERMIE, HETEROTERMIE

Ideea lui Cl. Bernard despre constanța mediului intern — condiție esențială a libertății relative a organismelor față de condițiile mediului înconjurător —, a stimulat gîndirea novatoare a biologilor, care au confirmat experimental cele spuse mai sus și în plus, au dezvoltat o nouă teorie de ansamblu asupra „adaptării termice" a organismelor la mediu. Primul care a extins noțiunea de stabilitate dincolo de granițele mediului intern a fost W. Cannon, cel care a descris mai multe forme de homeostazii (termică, comportamentală etc.).

Cum noțiunea de *poikilotermie, homeotermie* și *heterotermie* se leagă strîns de *homeostazia termică,* vom începe prin a defini conținutul acesteia. Prin *homeostazie termică* se înțelege menținerea temperaturii corporale a animalelor la valori relativ constante, datorită intervenției unor mecanisme fiziologice de termoreglare.

A. POIKILOTERMIA

Privite din punctul de vedere al variației temperaturii interne față de temperatura mediului, animalele se împart în două mari grupe : *poikiloterme* și *homeoterme.*

Animalele poikiloterme (nevertebratele, peștii, amfibienii și reptilele) au o temperatură internă care variază în funcție de temperatura mediului extern. Vechea denumire de „animale cu sînge rece" dată poikilotermelor este improprie și inadecvată, iar utilizarea ei poate da naștere la confuzii, așa cum rezultă din următoarele exemple.

Unii pești care populează apele termale (peste 40°C) au temperatura corporală mult superioară unor homeoterme. De asemenea, printr-o activitate musculară intensă, unele insecte și reptile își mențin temperatura internă timp îndelungat la valori de circa 35°—40°C, după cum unele monotreme, marsupiale și rozătoare își modifică temperatura corporală în limite foarte largi 25°—30°C (L. Harison Mathews, R. Dajoz, 1971).

Dependența relativă a temperaturii corporale a poikilotermelor de aceea a mediului extern este consecința intensității reduse a proceselor metabolice ca și imperfecțiunea mecanismelor de termoreglare. Urmare a acestui fapt, temperatura internă este mai crescută de la cîteva zecimi de grad pînă la cîteva grade (7°C), față de variațiile termice exterioare.

Studiul mai aprofundat, calitativ al reacțiilor metabolice la poikiloterme a arătat că acestea dispun de capacitatea de termoreglare, însă într-un grad mai redus.

Existența unor mecanisme simple de termoreglare la poikiloterme a fost demonstrată experimental încă de la sfîrșitul secolului trecut, de către V e r n o n. Acesta, cercetînd dependența metabolismului energetic față de temperatură la rîmă, melc, pești, broaște etc. constată existența unor intervale termice, în limitele cărora, deși temperatura crește, metabolismul energetic rămîne relativ constant. S-a ajuns astfel la concluzia că, metabolismul poikilotermelor crește cu temperatura numai în anumite limite, iar intervalele* metabolice constante ar reprezenta tocmai *homeostazia termică.*

Relativa homeostazie termică a unor vertebrate inferioare se datorește intervenției sistemului nervos.

B. HOMEOTERMIA

Animalele homeoterme (păsările și mamiferele) au temperatura corporală relativ constantă, mult superioară mediei temperaturii ambiante și puțin dependentă de ea. Homeotermele dispun de mecanisme perfecționate de termoreglare, capabile să asigure constanța temperaturii lor corporale.**

Constanța temperaturii corporale la homeoterme nu este nici ea generală și absolută. De exemplu, la cămilă, în timpul zilei, temperatura internă crește de la 35°C dimineața, după o noapte răcoroasă, la 41°C, cînd temperatura externă atinge valoarea maximă. De asemenea, puii unor specii de păsări și nou-născuții mamiferelor trec printr-o perioadă de poikilotermie (păsările nidicole, iepurii, cîinii) a cărei durată este de circa 8—15 zile.

Chiar și la homeotermele adulte, temperatura corporală suferă variații mai mult sau mai puțin importante, sub influența unor factori ca vîrstă, sex, activitate musculară, digestie, perioada din zi etc.

Există de asemenea variații sezoniere și circadiene ale temperaturii corporale a homeotermelor. La speciile diurne — active ziua — temperatura cea mai ridicată se înregistrează ziua și cea mai scăzută, noaptea.

În marea majoritate a cazurilor, homeotermele dispun de mecanisme perfecționate de termoreglare, fiind capabile să-și mențină temperatura corporală la un nivel constant, într-un domeniu foarte larg de variații ale temperaturii mediului extern (între +50° și —50°C).

Posibilitatea reglării temperaturii corporale și a menținerii acesteia la un nivel optim pentru activitatea sistemelor enzimatice și deci pentru desfășurarea proceselor metabolice prezintă un mare avantaj. Datorită acestui fapt, homeotermele sînt active tot anul (unele), în ciuda vulnerabilității energetice din timpul iernii. Păsărelele și micromamiferele expuse la frig și lipsă de hrană nu pot supraviețui decît cîteva ore. Pentru ele, agresivitatea termică constituie un stimul puternic al reacțiilor metabolice, reacții ce epuizează întregul potențial energetic al corpului.

---

* Mărimea acestor intervale termice diferă la diferitele specii : 15°—20°C la melci ; 22°—28°C la miriapode ; 20°—24°C la puieții de lin și crap și 9°—19°C la șerpi.

** Păsările dispun de o temperatură internă mai ridicată decît aceea a mamiferelor : vrabia 44,5°C ; găina 42,5°C ; porumbelul 42°C ; lupul 40,5° ; porcul 39,5°C ; maimuța 38,5°C ; omul 37°C ; ornitorincul 32°C.

O analiză mai profundă a conținutului noțiunilor de poikilotermie și homeotermie — pe baza celor arătate pînă acum — arată că, criteriul diferențierii în cele două grupe după variațiile temperaturii corporale este unilateral și nesatisfăcător ; el relevă doar o caracteristică cantitativă a celor două grupe și nu reflectă și deosebirile calitative.

Față de această situație ne întrebăm, care sînt acele trăsături principale de care trebuie să ținem cont în caracterizarea și diferențierea poikilotermelor de homeoterme ?

Majoritatea fiziologilor contemporani consideră că, nu valoarea absolută a temperaturii corpului are importanță esențială, *ci capacitatea animalelor de a o regla* (H. Hensel, 1960, I. A. Șilov, 1968, C. G. Whittow, 1970 și alții).

Deosebirea calitativă reflectată în reacțiile organismelor față de variațiile temperaturii mediului extern, constau tocmai în existența la animalele homeoterme a unui complex de mecanisme morfofiziologice de reglare a schimburilor de căldură cu mediul înconjurător, complex inexistent sau slab dezvoltat la animalele poikiloterme.

Se consideră că, în evoluția homeotermelor, primele reacții termoreglatoare care au apărut au fost mecanismele de protecție contra supraîncălzirii, în timp ce mecanismele de protecție contra răcirii au apărut ceva mai tîrziu.

Modalitățile de realizare a termoreglării sînt determinate de cauze externe sau interne, care tind să producă fie răcirea, fie supraîncălzirea organismului.

Termoreglarea are două laturi :

1. *Termoreglarea chimică (termogeneza).* Din cauza proceselor metabolice care au loc la nivelul țesuturilor animale, are loc în permanență o producere de căldură, mai redusă la poikiloterme și mai pronunțată la homeoterme.

Creșterea termogenezei este principalul mijloc de luptă a organismului împotriva răcirii.

Organele care participă cel mai mult la termogeneză sînt mușchii și ficatul, care au și cel mai intens metabolism. În funcție de intensitatea frigului și specia de animal, creșterea termogenezei se realizează, fie prin tremurături musculare (frisonul termoreglator) fie prin intensificarea oxidărilor celulare, mai ales în ficat (termogeneza fără frison).

Frisonul termoreglator constă în contracțiile rapide ale mușchilor somatici, care nu se soldează cu efectuarea de lucru mecanic, ci numai cu producerea de căldură utilizată pentru încălzirea corpului.

La păsările adulte termoreglarea chimică se realizează numai prin termogeneza cu frison, în timp ce la pui este prezentă și termogeneza fără frison.

La mamiferele expuse la frig (cele mai multe) termogeneza este intensificată prin frisonul muscular.

O altă cale de a spori creșterea termogenezei atît la păsări cît și la mamifere este ingerarea hranei. Urmare a proceselor nutriționale are loc o producere de căldură suplimentară numită ADS *(acțiune dinamică specifică).* Dintre toate categoriile de alimente, cele de natură proteică au cea mai mare ADS (25—40%) din valoarea energetică a hranei ingerate. S-a stabilit că, după consumarea de alimente, mai ales cînd acestea conțin proteine, se reduce necesitatea producerii de căldură prin tremurat.

În lupta contra răcirii, organismul nu recurge numai la creșterea termogenezei — care se realizează prin mecanisme chimico-metabolice —, ci și la reducerea pierderii de căldură, care se realizează, prin mecanisme fizice.

2. *Termoreglarea fizică (termoliza).* Protecția organismului față de supraîncălzire este asigurată, în cea mai mare parte, prin mecanisme fizice de termoreglare, a căror activitate se soldează cu creșterea pierderilor de căldură (a termolizei).

În cea mai mare parte, pierderea de căldură se face prin piele și prin suprafețele respiratorii, datorită următoarelor fenomene fizice : conducție*, convecție**, radiație*** și evaporarea apei****.

În lupta contra supraîncălzirii organismului, funcționarea mecanismelor fizice ale termoreglării este însoțită de o ușoară creștere a metabolismului, determinată de creșterea activității organelor circulatorii și respiratorii precum și a glandelor sudoripare.

Subliniind această interferență între mecanismele chimice și fizice ale termoreglării, trebuie să precizăm însă inegala participare a celor două categorii de mecanisme, atît în lupta contra răcirii, cît și în lupta împotriva supraîncălzirii organismului.

Homeostazia termică cu funcția sa de termoreglare complexă și precisă descrisă la homeoterme este completată, în special la poikiloterme cu unele reacții comportamentale.

Termoreglarea comportamentală — reprezintă ansamblul actelor comportamentale destinate sustragerii animalelor de la acțiunea temperaturilor extreme. Astfel, în cazul scăderii temperaturii mediului extern, animalele reușesc să evite scăderea temperaturii lor corporale pînă la un nivel incompatibil cu viața, recurgînd la următoarele comportamente : adăpostirea, deplasarea în locuri mai calde, formarea de cîrduri, stoluri, modificări posturale etc.

Pentru a se apăra împotriva căldurii, animalele recurg, adesea, la efectuarea unor acte comportamentale destinate căutării sau creării unor condiții mai favorabile pentru reducerea temperaturii lor corporale : retragerea în adăposturi, bălăcitul în apă, modificări posturale, dispersarea etc.

C. HETEROTERMIA

O adaptare sezonieră, larg răspîndită la unele mamifere în anotimpurile nefavorabile, o constituie așa-numita *letargie* (stare de viață latentă). Din rîndul acestora se menționează : echidna, ornitorincul, veverița, bursucul, ursul etc.

---

* Pierderea căldurii prin conducție se realizează prin contactul fizic al animalului cu substratul sau diferite obiecte.

** Pierderea căldurii prin convecție se efectuează atunci cînd aerul este în mișcare : aerul încălzit la contactul cu pielea este reînnoit cu aer mai rece.

*** Pierderea căldurii prin radiație se realizează prin intermediul undelor electromagnetice infraroșii. Energia calorică a unui corp se transformă în energie radiantă, care este retransformată în căldură, cînd este absorbită de un alt corp mai rece.

**** Pierderea căldurii prin evaporarea apei la suprafața pielii are loc la temperaturi ambiante foarte ridicate ; epaporarea apei se face sub formă de sudoare.

Starea de somnolență, letargie — și nicidecum de hibernare a acestor animale — se caracterizează printr-o imobilitate accentuată și o hipotermie superficială (temperatură internă de 28°—34°C), frecvența respiratorie de 12—15 pe minut și un metabolism general cu 30—35% mai redus decît în perioada de vară.

Tot din grupul „heterotermelor" fac parte și animalele hibernante propriu-zise (ariciul, unele specii de lilieci, marmota, popîndăul, pîrșul, hîrciogul și cîteva specii de șoareci). Aceste animale se caracterizează printr-un comportament bimodal al temperaturii lor corporale. Astfel, în sezonul rece, cînd intră în repaus hibernal, temperatura lor internă scade la 5°—10°C ; ele nu urmează întocmai fluctuațiile temperaturii ambiante ca la animalele poikiloterme, iar în sezonul cald, corespunzător perioadei de activitate, temperatura lor se menține la un nivel ridicat și constant, asemănător homeotermelor.

Posibilitatea de „acordare" a organismelor hibernante la anumite condiții de mediu prin procese fiziologice diferite față de homeoterme i-a determinat pe unii autori (E. Emme, 1946, P. N. Naumov, 1955 și alții) să considere grupul hibernantelor ca o verigă de legătură între poikiloterme și homeoterme. Însușirea acestor animale de a fi „heteroterme" este prezentată de acești autori ca o paleoadaptare, ceea ce în concepția lor reprezintă un caracter de primitivitate, de tranziție. Concepția conform căreia heterotermia este etapa intermediară în evoluția animalelor i se pot aduce o serie de obiecții, dintre care mai importante sînt :

— reprezentanții grupelor taxonomice care hibernează prezintă un înalt grad de organizare structurală și funcțională, asemănător animalelor nehibernante ;

— în dezvoltarea ontogenetică a homeotermelor procesul de termoreglare își face apariția într-un timp relativ scurt (15—25 zile) și fără forme evidente de tranziție ;

— caracterul complex al intrării în hibernare ca și revenirea la starea normală se face în strînsă corelație cu o serie de factori exogeni și endogeni, sub controlul sistemului nervos și umoral.

Toate aceste argumente constituie o bază solidă în sprijinul ideii că *hibernarea este un fenomen relativ nou apărut în evoluție,* mai tîrziu decît homeotermia. Animalele hibernante în stare activă posedă mecanisme fiziologice de termoreglare bine exprimate, iar hibernarea nu înseamnă lipsa (parțială sau totală) a termoreglării, ci adaptarea punctului homeotermic la un nivel mai coborît. Din acest motiv termenul de animale „intermediare" ar putea fi mai curînd atribuit monotremelor, masupialelor, edentatelor și chiar unor rozătoare care nu hibernează, ci cad doar într-o stare de letargie și la care procesele de termoreglare sînt mai mult sau mai puțin exprimate.

În privința termenului de *heterotermie* atribuit animalelor hibernante trebuie spus că acesta nu este potrivit și adecvat, motiv pentru care cei mai mulți dintre specialiști propun a nu mai fi utilizat. Alții (R. Chanton și J. Paniel, 1966) îi conferă o semnificație mult mai largă, considerîndu-l sinonim cu cel de poikilotermie și în consecință atribuindu-l și animalelor poikiloterme.

D. CONTROLUL NEUROENDOCRIN AL TERMOREGLĂRII

a. *Rolul sistemului nervos în termoreglare.* Așa cum s-a menționat mai înainte, animalele poikiloterme sînt capabile de un anumit grad de termoreglare, în limite termice înguste, metabolismul lor energetic fiind independent de temperatura ambiantă. Mai mulți autori (H. Vernon, A. Raffy) au demonstrat rolul sistemului nervos în homeostazia termică limitată la aceste animale.

La pești, leziuni la nivelul sistemului nervos central, au produs serioase modificări în frecvența respiratorie, consumul de oxigen și implicit în termoreglare.

La amfibieni, Vernon a demonstrat că, metabolismul energetic este influențat de sistemul nervos și că acesta este răspunzător de apariția intervalelor termice ale metabolismului constant.

Mai recent, Remorov a descoperit la amifibieni rolul mezencefalului în mecanismele termoreglatoare. Într-adevăr, capacitatea de termoreglare se păstrează după îndepărtarea creierului anterior, dar dispare după lezarea mezencefalului, temperatura corpului urmînd exact temperatura mediului.

Studiind timp îndelungat reptilele, Cowles și Bogert, au pus în evidență pentru prima dată capacitatea acestora de a-și regla temperatura corpului prin procese termogenetice propriu-zise, cît și printr-o termoreglare comportamentală.

Mai recent, Hammel și colab. au descoperit în aria preoptică a hipotalamusului de la șopîrle un număr de 8 neuroni sensibili la variațiile termice : 5 dintre aceștia își intensifică activitatea electrică cînd temperatura mediului intern crește, iar 3 manifestă o intensificare a activității cînd temperatura sîngelui scade.

Datele lui Hutchison și ale lui Dowling arată că pitonul indian poate realiza un nivel substanțial de termoreglare fiziologică prin contracții musculare. Ca urmare, la această specie, diferența maximă între temperatura ambiantă și cea corporală a fost de 5°C. La o scădere a temperaturii de la 32° la 21°C, temperatura corporală se menține constantă printr-un proces de reglare metabolică.

La păsări, cît și la mamifere, responsabilitatea principală a controlului mecanismelor de termoreglare revine diencefalului.

Se admite, deși cu unele rezerve, că la păsări centrul termoreglării se găsește în regiunea talamică a diencefalului. În acest sens, pledează cercetările lui Rogers, care au arătat că, dacă talamusul porumbeilor decerebrați este excitat direct (cu un curent de apă rece sau caldă sau curent electric), se produc contracții musculare și crește temperatura corporală.

În ce privește mamiferele, este bine demonstrat faptul că, la acestea, mecanismele termoreglării sînt controlate de centrii hipotalamici cuplați între ei : unul se află în regiunea supraoptică și anterioară a hipotalamusului, care în condiții normele controlează pierderea de căldură, dar poate exercita și influențe asupra proceselor de termogeneză, și altul, în hipotalamusul posterior, care controlează procesele producătoare de căldură. Lezarea centrilor anteriori ai hipotalamusului duce la imposibilitatea reglării temperaturii animalului într-un mediu cald și acesta moare, din cauza hipertermiei. Lezarea centrilor posteriori determină diminuarea ca-

pacității animalului de a-și menține temperatura normală, atît într-un mediu cald, cît și într-unul rece.

Asupra centrilor hipotalamici ai termoreglării acționează variațiile temperaturii sîngelui și impulsurile venite de la termoreceptorii periferici. Creșterea temperaturii mediului exterior excită centrul termolizei, care declanșează reacțiile de luptă împotriva supraîncălzirii (vasodilatație periferică, transpirație etc.). Scăderea temperaturii mediului ambiant excită centrul termogenezei, care declanșează reacțiile de apărare împotriva răcirii corpului (vasoconstricție periferică, frison termoreglator, secreție de adrenalină etc.).

Activarea reflexă provocată de impulsurile pornite de la termoreceptorii periferici care ajung la centrii nervoși pe căile sensibilității termice determină fie o stimulare a hipotalamusului posterior (în cazul temperaturilor scăzute) fie o inhibiție a termogenezei și o stimulare a hipotalamusului anterior (în cazul căldurii). De notat și faptul că, în afară de hipotalamus, care deține și rolul principal în termoreglare, aceasta este influențată, direct sau indirect, de aproape toate regiunile sistemului nervos central (emisferele cerebrale, corpii striați, măduva spinării).

b. *Rolul hormonilor în termoreglare.* Componenta hormonală are un rol important în homeostazia termică și este subordonată hipotalamusului.

Hormonii secretați de diferite glande endocrine — ca urmare a semnalelor nervoase și/sau chimice —, exercită un control extensiv și durabil asupra proceselor fiziologice implicate în termoreglare.

Semnalele nervoase sînt transmise prin nervii vegetativi la glandele endocrine iar semnalele chimice sînt vehiculate pe cale sanguină și sînt reprezentate prin așa-numiții hormoni gonadotropi, secretați de adenohipofiză, sub acțiunea unor neurohormoni hipotalamici numiți factori de eliberare *(releasing factors)*. De exemplu, secreția de tiroxină a glandei tiroide se produce în felul următor : hipotalamusul eliberează un neurohormon, numit *thyrotrophin — releasing — factor (TRF)* sau factor eliberator de tirotrofină. Pe cale sanguină (prin sistemul vascular ce leagă hipotalamusul de hipofiză) acesta ajunge la adenohipofiză, unde stimulează secreția de *tirotrofină* (TSH), care, eliberată în sînge ajunge la glanda tiroidă, provocînd hipersecreția acesteia.

Mecanisme chimice similare acționează și în cazul glandelor endocrine implicate în procesele termoreglatoare.

În cele ce urmează, vom prezenta, pe scurt, rolul hormonilor în homeostazia termică.

— *Hormonii tiroidieni* (tiroxina și triiodotironina), determină o pronunțată creștere a termogenezei. Administrarea acestor hormoni provoacă efecte hipermetabolice care se manifestă după circa două zile (în cazul tiroxinei) și după 4—6 ore în cazul triiodotironinei.

Cercetările făcute pe diferite mamifere (șobolani, cobai, cornute) au arătat că expunerea la frig provoacă hipersecreție tiroidiană.

Hormonii tiroidieni intervin în procesele termoreglatoare atît pe cale directă, intensificînd procesele de oxidoreducere intracelulare, cît și pe cale indirectă, sensibilizînd țesuturile la acțiunea adrenalinei.

— *Hormonii corticosuprarenali* intervin de asemenea în termoreglare. Ei participă în special în metabolismul apei și al sărurilor minerale, și ca atare influențează procesele de termoliză.

În experiențele referitoare la adaptarea șobolanilor la hipotermie și hipertermie, Buzalkov constată că paralel cu hipersecreția de catecolamine s-a produs și creșterea durabilă a cantităților de corticosteron în suprarenale și în plasmă.

Cercetările lui Maickel și colab. au arătat că, dacă cu cîteva ore înainte de expunerea șobolanilor suprarenalectomizați la temperatura de 4°C, aceștia erau tratați cu o singură doză de cortizon, ei rămîneau capabili să mobilizeze glucoza și acizii grași liberi și să păstreze temperatura corporală normală.

— *Hormonii medulosuprarenali.* Cei doi hormoni, adrenalina și noradrenalina exercită în organism o activitate fiziologică și farmacologică multiplă. Printre efectele de bază se numără și cele referitoare la creșterea pronunțată a metabolismului energetic (efect calorigen). În afară de aceasta, adrenalina participă la termoreglare prin faptul că ea produce vasoconstricție. Noradrenalinei i se atribuie responsabilitatea termogenezei fără frison.

Experiențe făcute pe șobolani, la care frisonul muscular a fost blocat prin curară, au arătat că, administrarea noradrenalinei provoacă creșterea consumului de oxigen al țesutului muscular și adipos și, totodată, stimulează eliberarea în sînge a acizilor grași. Aceștia din urmă servesc drept „combustibil“ pentru țesutul muscular.

— *Hormonii hipofizari.* Hormonul somatotrop favorizează sinteza intracelulară de proteine din aminoacizi și, prin aceasta, intensifică acțiunea dinamică specifică a proteinelor, furnizînd organismului un surplus de energie calorică. De asemenea, respectivul hormon mai contribuie la creșterea termogenezei și prin intensificarea catabolismului lipidelor.

Hipofiza mai intervine în procesele de termoreglare și prin hormonul vasopresină care determină o puternică reabsorbție a apei la nivelul tubilor renali, menținînd astfel un nivel constant al apei în organism.

Privitor la activitatea glandelor endocrine care intervin în termoreglare — și în stadiul actual al cunoștințelor noastre —, este dificil să se aprecieze exact rolul fiecărei glande în acest proces, din cauza interacțiunii complexe care există pe de o parte între sistemul nervos și cel endocrin și pe de altă parte între glande.

În concluzie, complexul proces al homeostaziei termice se realizează cu participarea a numeroase sisteme funcționale ale organismului animal. Intensitatea proceselor de termoreglare ca și funcționarea celorlalte sisteme implicate în termoreglare sînt controlate de sistemul nervos și endocrin, între care există, așa cum s-a arătat, strînse interrelații funcționale.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Chanton, R. et Paniel, J. *Anatomie et Physiologie animales,* t II. Edition Doin, Paris, 1966.

Dajoz, R. *Précis d'écologie.* 2e édition, Dunod, Paris, 1971.

Hammel, K. *Regulation of body temperature in the blue tongued lizard.* „Science“, t. 156, 1967.

Hutchison, V. *Relation of body size and surface area to gas exchange in anuras.* „Physiol. Zool., 1968, nr. 41, t. I.

Maickel, R. P. *The sympathetic nervous system as a homeostatic mechanism.* „The journal of Pharmacology and Experimental. Therapeutics", 1967, vol. 157, nr. 1, p. 103—110.

Mathews, L. H. *Le mamiféres.* „*La grande encyclopédie de la nature*". 1971, E. 14.

Picoș, C. A. *Viața la temperaturi extreme.* Ed. Științifică și Enciclopedică, 1976.

Remorov, V. A. *On the ability of Amphibia to regulate metabolism and body temperature.* „Fiziologhiceskii jurnal", 1963, t. 49, nr. 4, p. 503—508.

Vernon, H. M. *The relation of the respiratory exchange of cold — blooded animals to temperature.* Part II. „The Journal of Physiology", 1897, vol. 21, p. 443—496.

Whittow, G. C. *Comparative Physiology of Termoregulation,* vol. 1. Academic Press, New York and London, 1971.

XI. SISTEMUL HIPOTALAMO-HIPOFIZAR

Dacă se transplantează hipofiza în camera anterioară a ochiului, în loja renală sau în alte părți ale corpului, se constată că hormonogeneza adenohipofizară scade foarte mult. Același rezultat se obține și în urma secționării tijei hipofizare. Diminuarea hormonogenezei adenohipofizare se datorește imposibilității hipotalamusului de a-și exercita rolul său de control. Din cele relatate rezultă că, hipofiza nu poate fi considerată drept „dirijor" al „orchestrei" endocrine, deoarece funcția ei se află sub controlul direct al sistemului nervos (hipotalamusul). În privința adenohipofizei, cu excepția lobului intermediar, controlul este exercitat nu prin influențe nervoase directe, ci prin intermediul unor neurosecreții, care ajung în adenohipofiză pe cale vasculară, prin sistemul vascular port-hipofizar. Datorită neurosecrețiilor atît de dezvoltate la nivelul unor nuclei hipotalamici, el realizează un tip major de integrare a sistemului nervos cu sistemul endocrin. Centrul integrator (calea finală comună) al sistemului nervos cu sistemul endocrin, se află la nivelul *eminenței mediane*, care reprezintă locul unde unele neurosecreții hipotalamice (cele produse de sistemul parvicelular) sînt eliberate din terminațiile axonice și trecute în capilarele vaselor port-hipofizare.

Hipofiza se subdivide în 2 porțiuni : *adenohipofiza* și *neurohipofiza*. Adenohipofiza este formată din *lobul hipofizar anterior* (pars distalis), *porțiunea tuberală* (pars tuberalis), o lamă de celule care căptușește anterior tija hipofizei și *lobul intermediar* (pars intermedia), o zonă slab vascularizată, care la mamifere, spre deosebire de vertebratele inferioare, este slab dezvoltată iar la păsări lipsește (fig. XI.1). Neurohipofiza cuprinde la rîndul ei *eminența mediană*, *pedunculul infundibular* și *lobul nervos*. Formația *tijei hipofizare*, cuprinde eminența mediană, pars tuberalis adenohipofizar și pedunculul infundibular iar *lobul posterior* cuprinde lobul nervos.

Neurosecrețiile hipotalamice. La nivelul hipotalamusului există neuroni neurosecretori mari și neuroni neurosecretori mici. Prima categorie de neuroni formează *sistemul neurosecretor magnocelular*, iar cea de a doua — *sistemul neurosecretor parvicelular*.

Din *sistemul neurosecretor magnocelular* fac parte neuronii din nucleul supraoptic (SO) și paraventricular (PV). Neuronii din nucleul SO secretă cu precădere *hormonul antidiuretic* (ADH) numit și vasopresină, iar neuronii din nucleul PV-*ocitocină*. Granulele de neurosecreție, produse la nivelul pericarionilor, sînt maturizate în timpul transportului de-a lungul axonilor, care formează *tractul hipotalamo-hipofizar* (supraoptico-paraventriculohipofizar) (fig. XI.2) și sînt depozitate în terminațiile axonice la nivelul neurohipofizei. Granulele de neurosecreție se află combinate cu o proteină purtătoare — *neurofizina I* și *neurofizina II* — care fixează cîte 3 și respectiv 2 molecule de ADH sau de ocitocină.

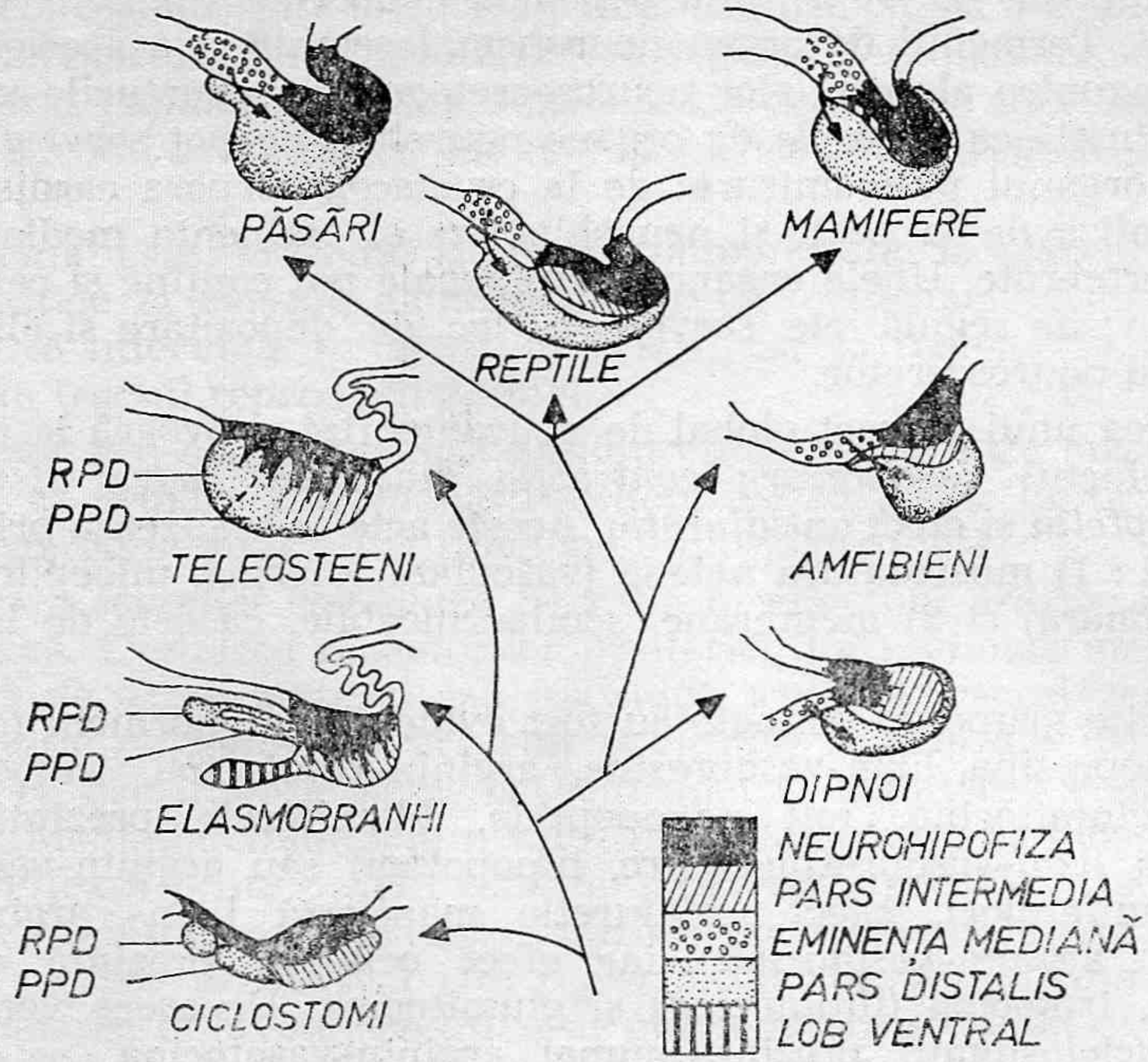


Fig. XI.1. Hipofiza în seria animală. Prezența săgeții de la nivelul eminenței mediane indică faptul că începînd cu dipnoii, la toate vertebratele legătura dintre hipotalamus și hipofiză se realizează prin sistemul vascular porthipofizar. *RPD* — rostral pars distalis ; *PPD* — proximal pars distalis. (După T u r n e r).

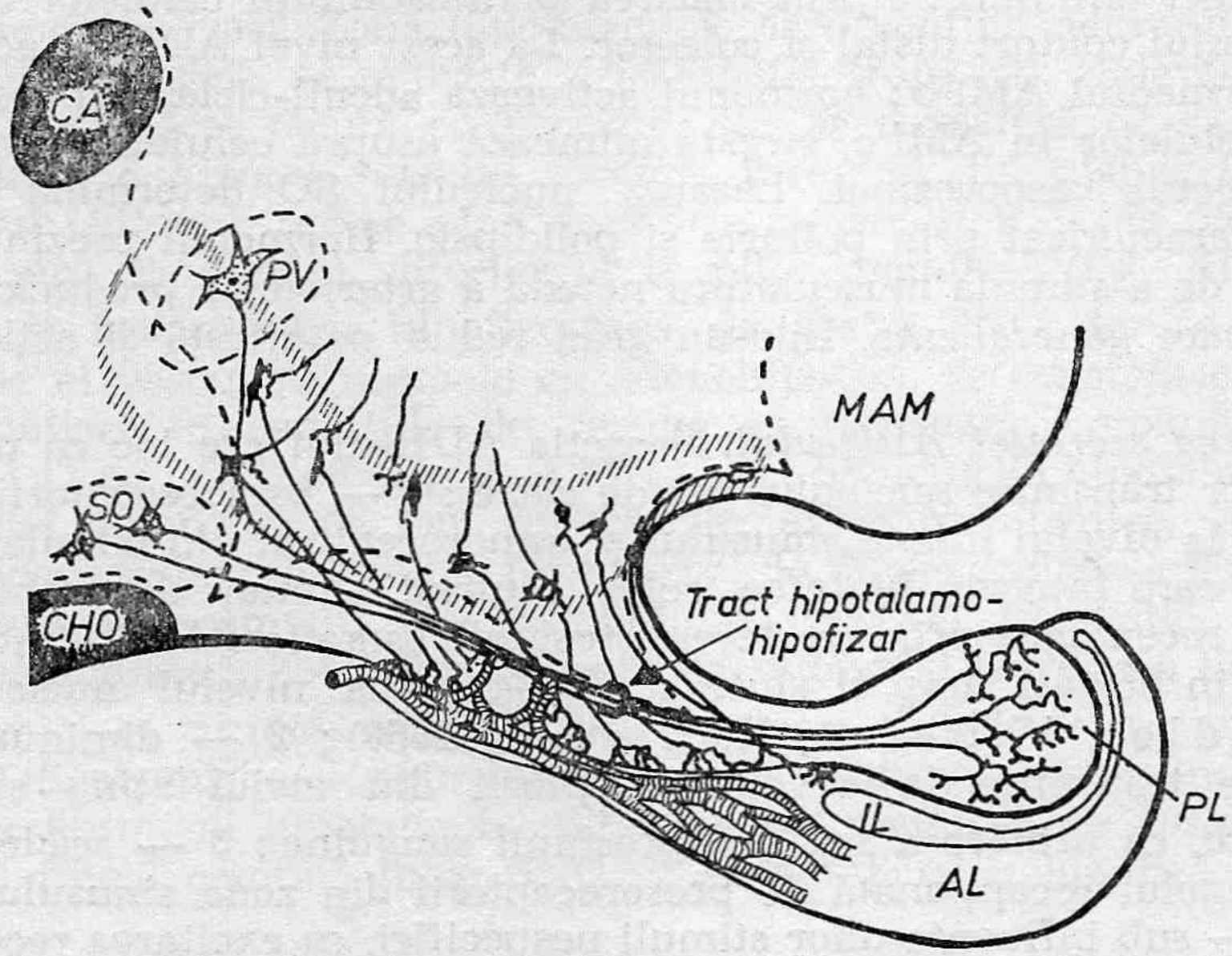


Fig. XI.2. Sistemul neurosecretor magnocelular și parvicelular. SO — nucleul supraoptic ; PV — nucleul paraventricular ; CA — comisura anterioară ; MAM — corpii mamilari ; CHO — chiasma optică. Lobul hipofizar anterior (AL), intermediar (IL) și posterior (PL). (După H a l á s z).

Neurohipofiza nu reprezintă o glandă endocrină tipică, ci un *organ neurohemal*. Termenul de organ neurohemal semnifică o asociere a terminațiilor axonice ale celulelor neurosecretoare cu structurile vasculare. In seria animală ca exemple de organe neurohemale pot servi glanda sinusului și organul postcomisural de la crustacei, corpora cardiaca de la insecte, urofiza de la pești și neurohipofiza și eminența mediană de la celelalte vertebrate. Unele organe neurohemale pot conține și celule neurosecretoare ; de regulă ele servesc ca loc de depozitare și eliberare a materialului neurosecretor.

Injectarea unui extract global de neurohipofiză provoacă la mamifere 4 efecte : efectul *vasopresor ; contracția mușchilor netezi ai uterului ; expulzia laptelui* și efect *antidiuretic*. Aceste acte se realizează prin 2 efectori diferiți : 1) musculatura netedă (vasculară, uterină, mioepitelială din glanda mamară) și 2) membrane semipermeabile, ca cele de la nivelul nefronului.

La diferite grupe de animale au fost evidențiați 7 hormoni (ocitocina, arginin-vasopresina, lizin-vasopresina, arginin-vasotocina, izotocina, mezotocina, glumitocina, toți nanopeptide. Mamiferele prezintă numai ocitocina și lizin-vasopresina (porc, hipopotam) sau arginin-vasopresina (restul mamiferelor). Efect antidiuretic manifestă lizin-, arginin-vasopresina și arginin-vasotocina, iar efect ocitocic prezintă ocitocina, mezotocina, izotocina (ihtiotocina) și glumitocina. Deoarece vertebratele primitive (ciclostomii) prezintă numai arginin-vasotocina, se consideră că acest hormon a stat la baza evoluției ulterioare a celorlalți hormoni. Hormonul a fost descoperit și la unele mamifere în stadiul fetal. El este secretat și de epifiză, avînd rol antigonadotrop (S. P a v e l, C. N e a c ș u și colab.).

Efectele biologice ale hormonului antidiuretic. În doze fiziologice manifestă efect antidiuretic prin mărirea permeabilității celulelor de la nivelul tubului contort distal și colector. La acest nivel ADH-ul acționează prin intermediul AMPc ; hormonul activează adenil-ciclaza și crește conținutul celulelor în AMPc. Acesta mimează asupra celulelor tubului colector efectul vasopresinei. Lezarea nucleului SO determină diabetul insipid, caracterizat prin poliurie și polidipsie. Hormonul prezintă și capacitatea de a stimula musculatura netedă a arteriolelor producînd efecte vasopresoare generalizate. Într-un grad redus manifestă și acțiune ocitocică.

Reglarea secreției ADH-ului. Secreția ADH-ului are loc ca urmare a semnalelor transmise nucleului SO de către : 1 — osmoreceptorii Verney localizați la nivelul hipotalamusului și osmoreceptorii din circulația porthepatică, care intervin înaintea celor centrali, excitați de deshidratarea celulelor receptoare prin creșterea presiunii osmotice. Deshidratarea intensifică în același timp și sinteza ADH-ului la nivelul nucleului SO (K. F e n d l e r, V. H e f c o, K. L i s s a k, 1968) ; 2 — diminuarea impulsurilor transmise de la volumreceptorii din atriul stîng și venele pulmonare, ca urmare a scăderii presiunii sanguine ; 3 — scăderea presiunii sîngelui recepționată de presoreceptorii din zona sinusului carotidian ; 4 — sub influența unor stimuli nespecifici, ca excitarea receptorilor dureroși, a anoxiei ; 5 — o serie de substanțe farmacologice induc secreția ADH-ului : nicotina, morfina, unele substanțe tranchilizante. Inhibarea secreției are loc sub acțiunea alcoolului, a creșterii volumului plasmatic sau scăderii presiunii osmotice și, probabil, a adrenalinei.

Efectele biologice ale ocitocinei. Acțiunea principală a ocitocinei constă în stimularea celulelor mioepiteliale ale glandelor mamare, determinînd prin aceasta expulzia laptelui. Declanșează contracția uterului în timpul nașterii. Efectul asupra uterului este amplificat de estrogeni și inhibat de progesteron.

Ocitocina este prezentă și în neurohipofiza de la mascul. Excitarea zonei genitale la mascul, determină secreția ocitocinei. Este posibil ca ocitocina să intervină în actul ejaculării, iar la femele, în transportul spermei în tractul reproductiv femel.

Prezintă și o acțiune redusă antidiuretică, iar în doze mari are efecte presoare, ca urmare a asemănării structurale cu ADH. La broaște determină creșterea permeabilității tegumentului pentru apă.

Reglarea secreției ocitocinei. Secreția hormonului are loc mai ales pe cale reflexă. Excitarea receptorilor periferici din regiunea mamelară, determinată de actul suptului sau mulsului, sau din tractul genital, generează o serie de semnale, care sînt transmise în cele din urmă în hipotalamus, ce declanșează secreția ocitocinei și trimiterea ei în circulația generală. Mediația chimică la nivelul hipotalamusului se face prin acetilcolină. Reflexul poate deveni condiționat la stimuli psihici, tactili, vizuali și auditivi (țipătul nou-născutului, mirosul sau vederea lui etc.). Inhibarea secreției pe cale nervoasă poate fi declanșată de stimuli dureroși, frică, jenă. Inhibarea în aceste condiții s-ar putea datora secreției de adrenalină, care constituie un inhibitor al secreției ocitocinei.

Există unele date, care arată că ocitocina ar putea acționa printr-un mecanism feed-back, prin intermediul hipotalamusului, inhibînd propria sa secreție (fig. XI.3).

Sistemul neurosecretor parvicelular. Cuprinde totalitatea neuronilor neurosecretori hipotalamici, care controlează sinteza și eliberarea hormonilor adenohipofizari. Zona hipotalamică, care conține neuronii neurosecretori parvicelulari, se numește *arie hipofizotropă* (B. Halász). Delimitarea ei nu a fost făcută cu precizie, dar se consideră că ea cuprinde *zona bazală a hipotalamusului median,* începînd din planul frontal de la nivelul chiasmei optice pînă deasupra nucleului PV, iar posterior se întinde pînă la nivelul anterior al corpilor mamilari (fig. XI.4).

Dacă se izolează aria hipofizotropă de restul SNC, dar se păstrează legăturile ei vasculare normale cu adenohipofiza, se constată că funcția adenohipofizei în condițiile de repaus se păstrează aproape normală (B. Halász; V. Hefco, P. Jitariu). Structurile hipotalamice din-afara ariei hipofizotrope sau structurile extrahipotalamice, aparținînd cu precădere sistemului limbic (complexul de nuclei amigdalieni, regiunea habenulară, hipocampul) sau trunchiului cerebral (formația reticulată mezencefalică etc.), pot influența rata de sinteză și secreție a hormonilor hipotalamici ca urmare a legăturilor nervoase directe sau indirecte cu aria hipofizotropă, sau prin interacțiunile interglandulare indirecte. În acest caz hormonii hipotalamici (liberinele) trebuie să fie considerați ca o verigă finală comună între SNC și sistemul adenohipofiză—glandele țintă.

Neurosecrețiile neuronilor din aria hipofizotropă (AHT) diferă între ele. Pentru fiecare hormon adenohipofizar există cîte o neurosecreție hipotalamică cu rol stimulator, iar pentru unii hormoni au fost puse în evidență și neurosecreții inhibitorii. Deoarece se considera că aceste neu-

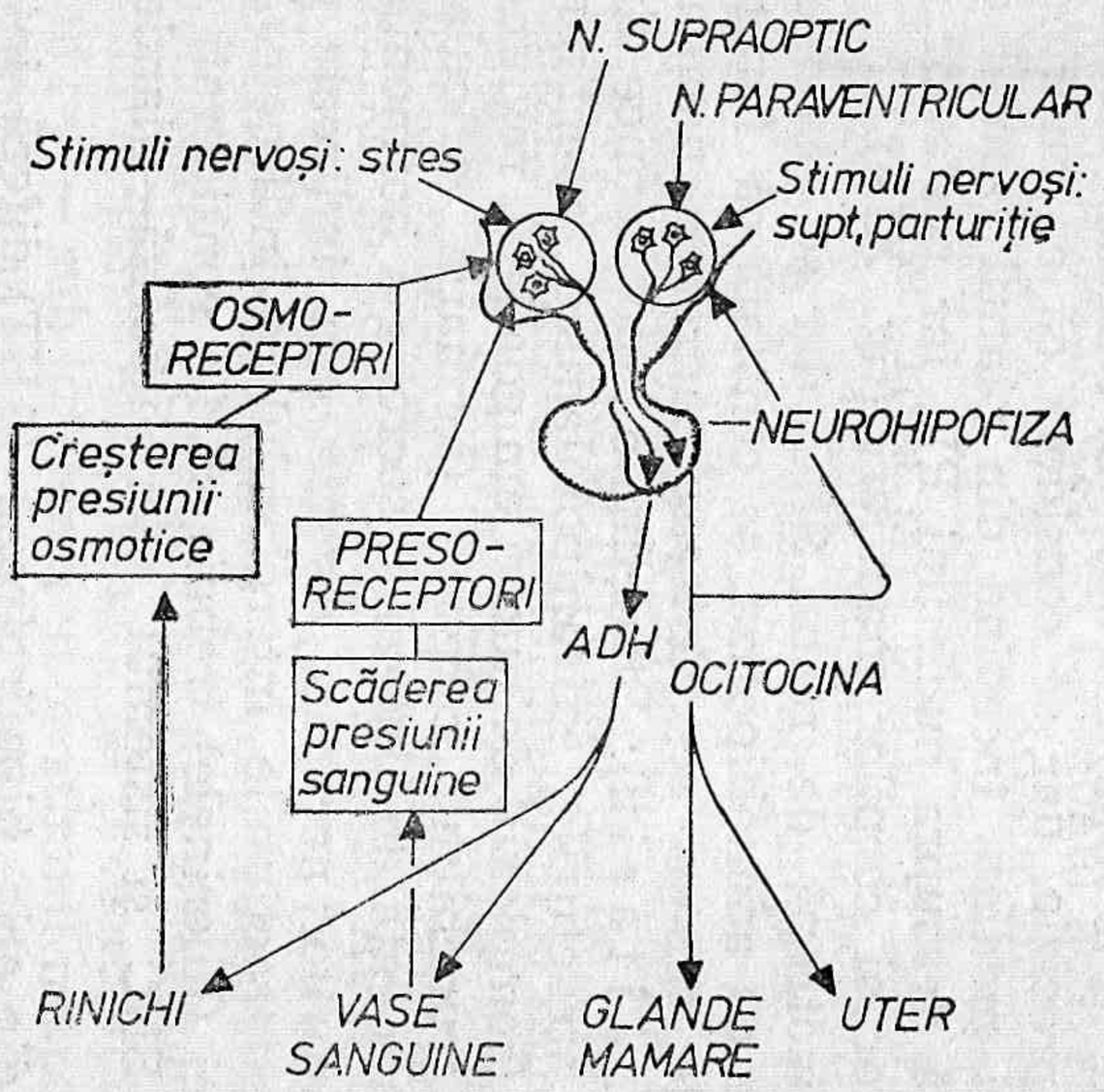


Fig. XI.3. Hormonii neurohipofizari și efectorii lor. Osmoreceptorii, baroreceptorii și stimulii exteroceptivi influențează secreția de ADH — hormon antidiuretic. Creșterea concentrației plasmatice sau scăderea presiunii sanguine stimulează secreția de ADH. Ocitocina e secretată în timpul travaliului din momentul parturiției sau a actului suptului. (Din E c k e r t).

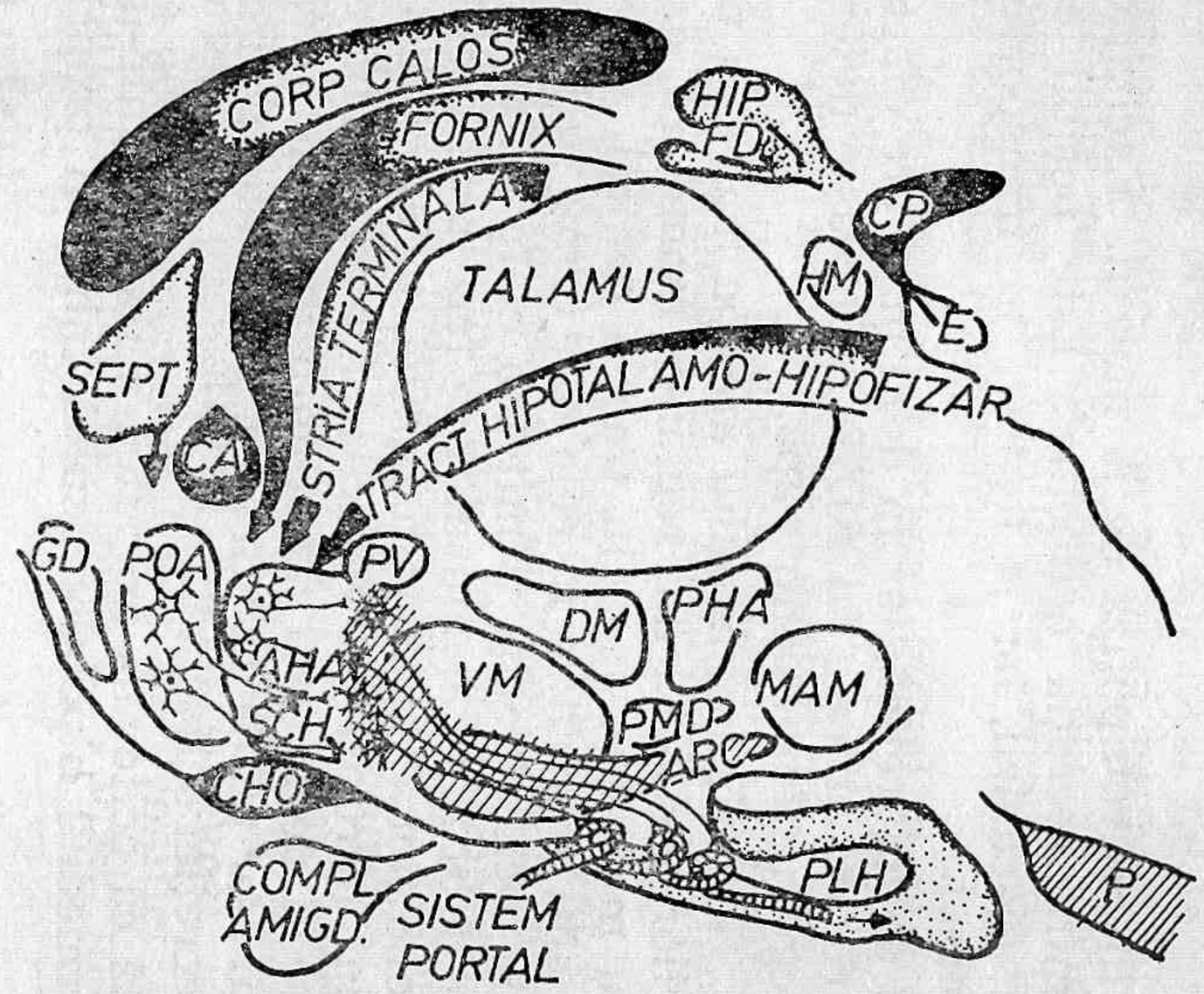


Fig. XI.4. Aria hipofizotropă hipotalamică (zona hașurată) și unele influențe asupra ei din zona sistemului limbic. Se observă axonii celulelor neurosecretoare, terminați pe ansele capilare din eminența mediană : SEPT — septum ; CA — comisura anterioară ; GD — girus diagonal ; POA — aria preoptică ; CHO — chiasma optică ; SCH — nucleu suprachiasmatic ; AHA — aria hipotalamică anterioară ; PC — nucleu paraventricular ; VM — nucleu ventromedian hipotalamic ; DM — nucleu dorsomedian ; PMD — nucleu premamilar dorsal ; ARC — nucleu arcuat ; PHA — aria hipotalamică posterioară ; MAM — corpii mamilari ; PLH — lob posterior hipofizar ; P — puntea ; HM — nucleu habenular median ; FD — fascia dentata ; HIP — hipocamp ; CP — comisura posterioară ; E — epifiza ; Compl. amigd. — complexul de nuclei amigdalieni (După F l e r k ó).

rosecreții ar avea numai rol de eliberare a hormonilor adenohipofizari, li s-a dat denumirea de *releasing factors* (factori de eliberare). Ulterior li s-a dat denumirea de *principii hipotalamice* (L. Martini) sau de *hormoni hipotalamici* (A. Schally), iar în 1975 la recomandarea Comisiei de nomenclatură biochimică, s-au propus denumirile, care se termină cu *liberina*, precedate de denumirea hormonului hipofizar asupra căruia acționează (v. tab. XI.1).

Tabelul XI.1

Neurosecreţiile hipotalamice

Denumirea actuală	Denumirea veche şi abrevierile curente	
Corticoliberina	Factorul eliberator al corticotropinei	CRF
Folliberina	Factorul eliberator al folitropinei	FSH-RH
Luliberina	Factorul eliberator al lutropinei	LH-RH
Gonadoliberina	Factorul eliberator al gonadotropinelor	LH/FSH-RH
Melanoliberina	Factorul eliberator al melanotropinei	MSH-RH
Prolactoliberina	Factorul eliberator al prolactinei	PRH
Somatoliberina	Factorul eliberator al somatotropinei	STH-RH
Tiroliberina	Factorul eliberator al tirotropinei	TSH-RH
Melanostatina	Factorul inhibitor al eliberării melanotropinei	MSH-IH
Prolactostatina	Factorul inhibitor al eliberării prolactinei	PIH
Somatostatina	Factorul inhibitor al eliberării somatotropinei	STH-IH

După Schally şi col. folliberina şi luliberina ar fi aceeaşi neurosecreţie, eliberînd în aceeaşi măsură folitropina cît şi lutropina şi poate fi utilizată în sens sinonim cu *gonadoliberina*, care controlează eliberarea gonadotropinelor (folitropina şi lutropina).

Compoziţia chimică a liberinelor se cunoaşte numai la unele din ele. *Corticoliberina* era considerată a fi identică cu vasopresina, deoarece preparatele (CRF) de origine neurohipofizară posedă activitate CFR. CRF hipotalamic pare a fi un polipeptid cu greutate moleculară sub 2 000, avînd o structură asemănătoare cu α-melanotropina (A. Schally, A. Kastin).

Tiroliberina este un tripeptid, care a fost obţinut şi pe cale sintetică (R. Guillemin şi A. Schally). *Gonadoliberina* este un decapeptid ca şi *somatoliberina* dar cu structură în aminoacizi diferită. *Prolactostatina* pare a fi dopamina.

Liberinele hipotalamice, sintetizate în pericarionul neuronilor din AHT, sînt transportate prin axonii lor, care formează împreună *tractul tubero-infundibular* (fig. XI.5) şi depozitate în eminenţa mediană. Eminenţa mediană reprezintă partea de neurohipofiză, care conţine ansele

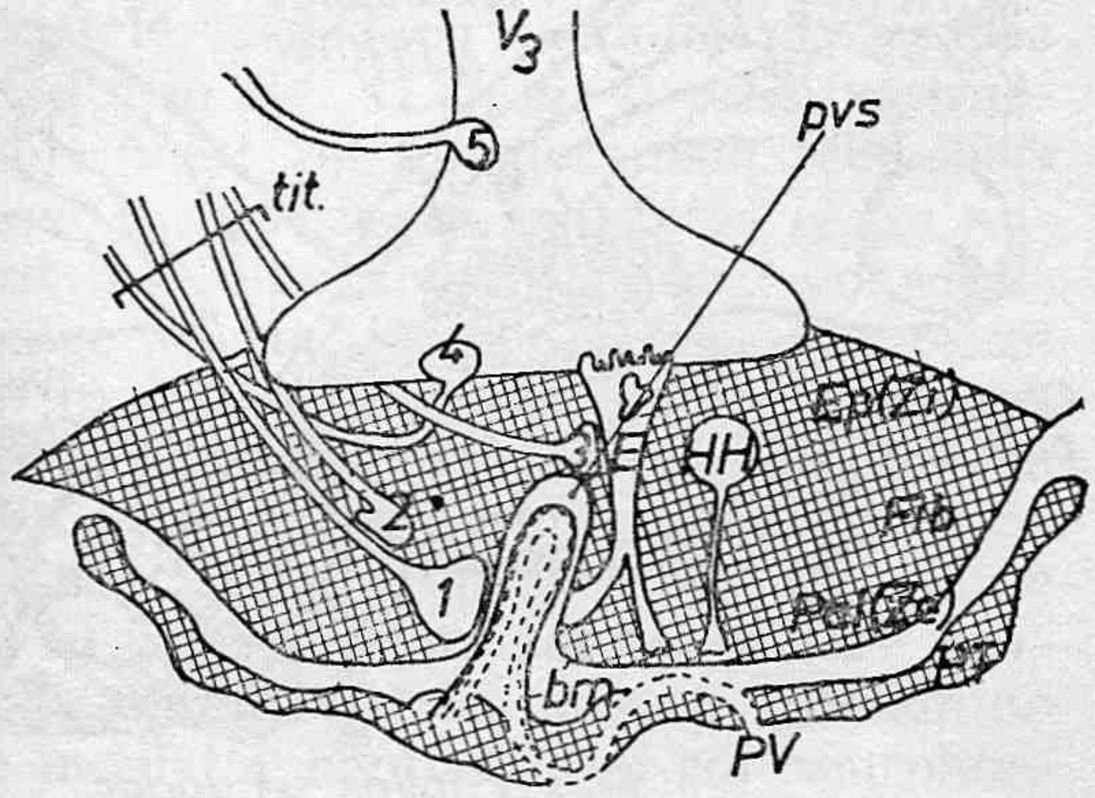


Fig. XI.5. Reprezentarea schematică a aranjamentului celulelor la nivelul eminenţei mediane : tit — tractul tuberoinfundibular ; pvs — spaţiul perivascular ; bm — membrana bazală ; PV — vase portale ; PT — pars tuberal ; E — tanicite ; 1,5 — neuroni neurosecretori ; *2* — neuronul reglator al neuronului secretor ; zona internă (ZI) şi externă (ZE) a eminenţei mediane ; HH — tract hipotalamohipofizar ; V_3 — ventriculul al treilea ; *3* — neuronul reglator al tanicitelor ; *4* — neuronul ce varsă produsul de neurosecreţie în V_3 (după Knigge şi col.).

capilare ale plexului capilar primar din sistemul vascular porthipofizar. Ea se întinde de la baza ventriculului III pînă la pars tuberalis al adenohipofizei. La acest nivel neurosecreţiile, depozitate în terminaţiile axonice sub formă de granule cu miez dens, trec în spaţiul perivascular, de unde străbat membrana bazală şi pătrund în capilarele fenestrate din sistemul porthipofizar.

Ca structură eminenţa mediană prezintă o zonă internă (Zi, v. fig. XI.5) prin care trece tractul hipotalamo-hipofizar şi o zonă externă (Ze) sau palisadică (Pal). O parte din neuronii neurosecretori îşi varsă produsul de secreţie în LCR (lichidul cefalorahidian) din ventriculul III de unde va fi transportat tot în sistemul vascular prin celule epiteliale speciale (E) numite *tanicite*. Aceasta reprezintă o cale suplimentară de transmitere a informaţiei de la hipotalamus spre adenohipofiză. Viteza de transmitere în acest caz este mult mai lentă. Eminenţa mediană reprezintă numai un loc de depozit nu şi de sinteză a neurosecreţiei parvicelulare, este deci un organ neurohemal.

Sistemul vascular porthipofizar. La om, eminenţa mediană primeşte sînge din arterele hipofizare superioare, care provin din trunchiurile carotidelor interne. Din aceste artere, la nivelul eminenţei mediane se formează anse capilare, care în totalitatea lor formează *primul plex capilar*. Ansele sînt drenate de *vase portale lungi*, ce trec de-a lungul tijei hipofizare, care ajunse în hipofiză se capilarizează din nou, formînd *plexul capilar secundar* (fig. XI.6). Sîngele capilar drenează în canalele venoase, care în cele din urmă pătrund în vena jugulară. Sistemul porthipofizar a fost descris de G. T. Popa şi V. Fielding (1930). Deci, sîngele înainte de a iriga adenohipofiza, trece prin hipotalamus, unde se îmbogăţeşte cu neurosecreţiile hipotalamice parvicelulare. Sistemul vascular reprezintă unica cale prin care informaţiile de la nivelul hipotalamusului sînt transmise adenohipofizei.

În unele vase portale sîngele curge în direcţie inversă, adică de la hipofiză spre hipotalamus (B. Török, 1964). Aceste vase ar putea constitui un canal rapid de transmitere a informaţiei de la sistemul reglat (hipofiza) spre sistemul reglator (hipotalamusul) în cadrul mecanismului de control prin feed-back scurt.

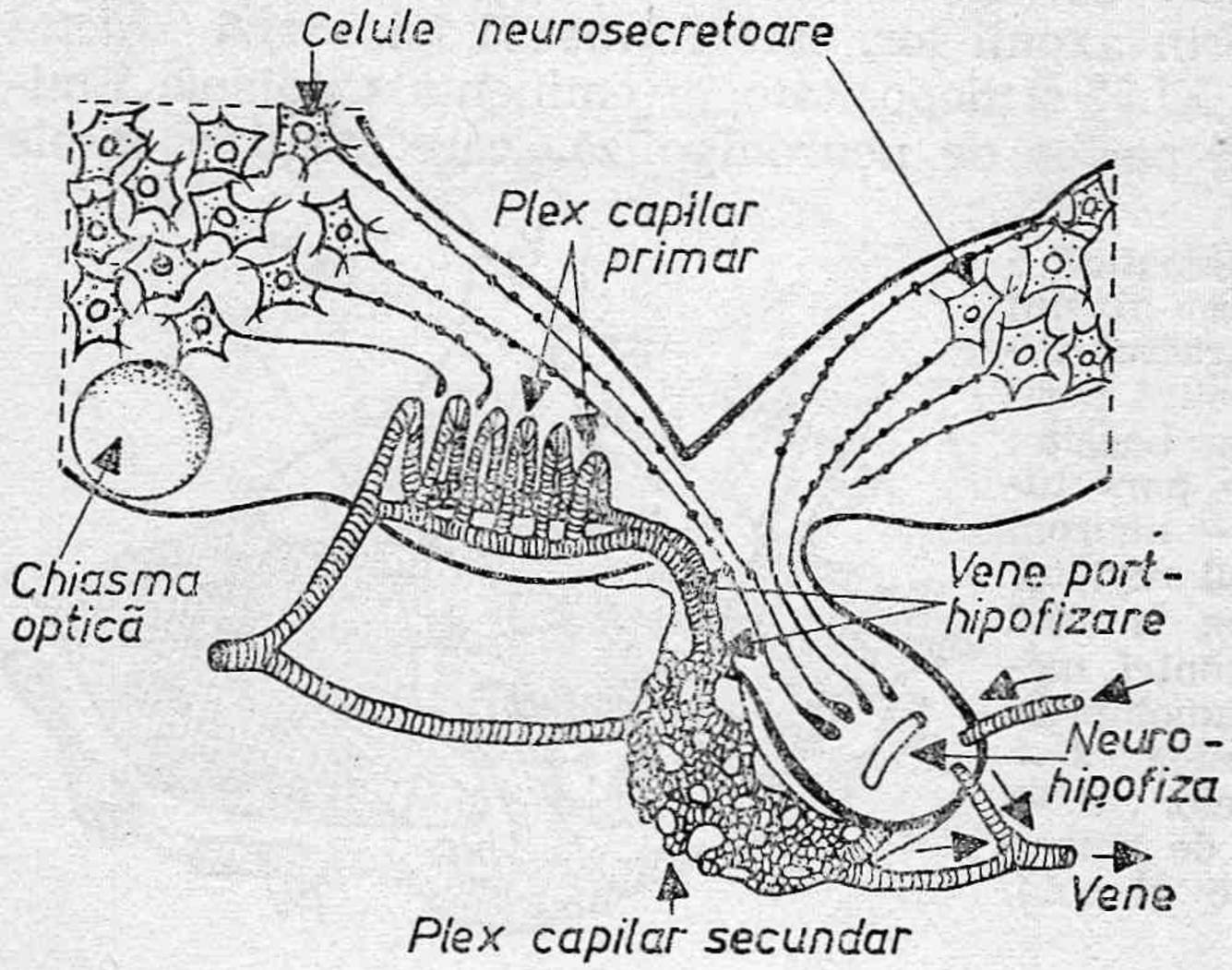


Fig. XI.6. Sistemul vascular porthipofizar.

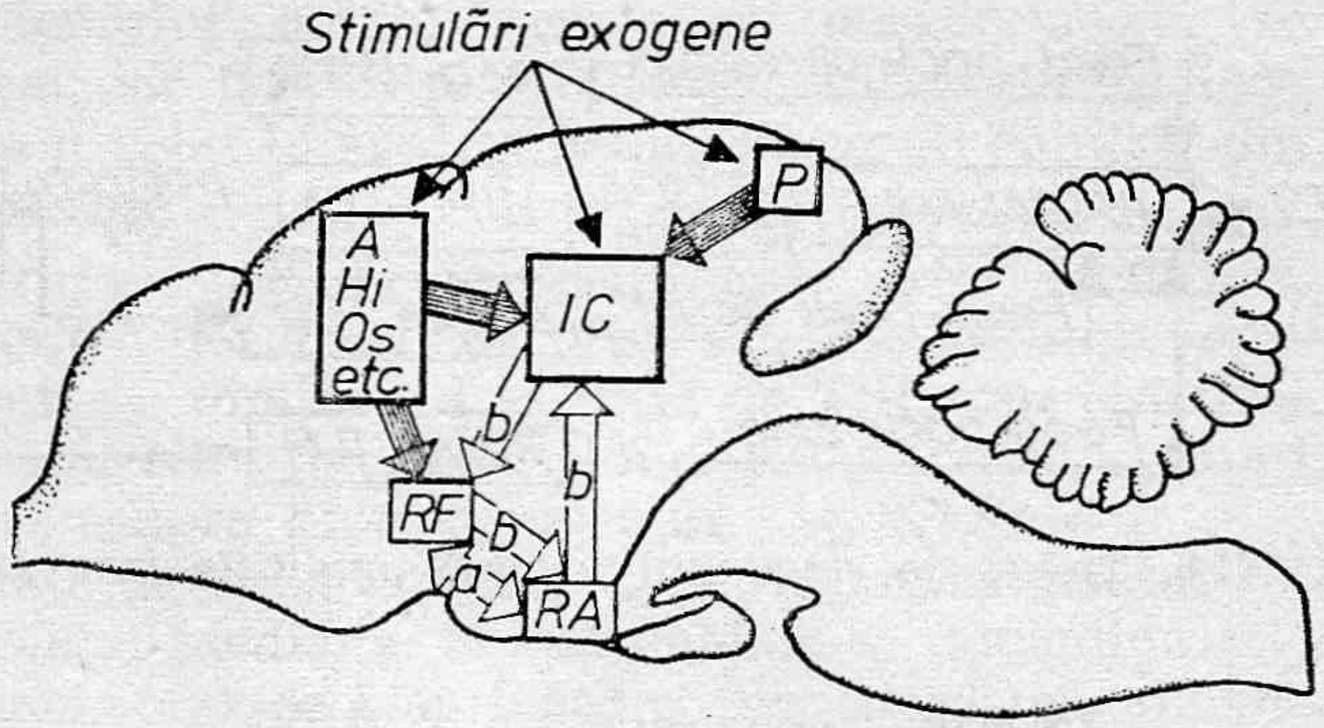


Fig. XI.7. Reprezentarea schematică a căilor ce pot afecta sinteza liberinelor la nivelul hipotalamusului (RF) : RA — traductorul ; A — amigdala ; Hi — hipocamp ; Os — structurile olfactive ; IC — centru integrator ; P — pineala (după M a r t i n i).

Importanța practică a liberinelor hipotalamice. Liberinele afectează atît eliberarea, cît și sinteza hormonilor adenohipofizari. Fiind un domeniu relativ nou (prima liberină a fost descoperită în 1955) aria lor de aplicare încă n-a fost bine precizată. Toate liberinele sînt polipeptide cu moleculă mică și nu sînt antigenice. Pot fi folosite pentru testarea funcției adenohipofizei și pentru corijarea unor maladii endocrine. Administrarea unor liberine poate fi făcută și per os (de exemplu tiroliberina), dar este necesară o doză mai mare (10—20 mg).

A fost sugerată folosirea gonadoliberinei în zootehnie, în vederea sincronizării ciclului estral la un mare număr de animale în scopul creșterii eficienței însămînțărilor artificiale.

S-a sugerat folosirea prolactostatinei în combaterea galactoreei și în tratarea cancerului mamar, deoarece prolactina pare a avea un rol de promotor al cancerului mamar.

Unele boli (boala Parkinson), care sînt agravate de melanotropină, ar putea fi ameliorate prin folosirea melanostatinei.

Reglarea secreției liberinelor. Reglarea se face atît pe cale nervoasă, cît și umorală. Stimulii externi, care acționează asupra structurilor olfactive, amigdalei, hipocampului, glandei pineale etc. (fig. XI.7), sînt integrați la nivelul centrului integrator (IC), care transmite informații zonei hipotalamice secretoare de liberine (RF). Unele semnale nervoase pot acționa direct asupra zonelor neurosecretoare hipotalamice (RF), iar altele prin intermediul centrului integrator (v. fig. XI.7).

Reglarea umorală se face prin mecanismul feed-back umoral. Aria receptoare pentru liberiene (traductorul) (RA, v. fig. XI.7) este localizată la nivelul eminenței mediane. Semnalele feed-back acționează asupra ariei neurosecretoare atît direct (calea *a* în fig. XI.7), cît și prin intermediul centrului de integrare (calea *b*). Acest tip de mecanism feed-back umoral, care reglează sinteza liberinei în funcție de cantitatea ei, se numește *feed-back ultrascurt*. El a fost mai bine dovedit pentru gonadoliberină. Reglarea secreției hipotalamice se poate face și prin *mecanism feed-back scurt* sau *feed-back lung*. În primul caz traductorul măsoară ieșirea din hipofiză, iar în cazul feed-back-ului lung se măsoară ieșirea din glanda periferică țintă (fig. XI.8). În reglarea hormonilor adenohipofizari intervin 2 sisteme : a) sistem peptidergic, reprezentat de celule nervoase ce sintetizează liberinele și b) un sistem aminergic, în care neuronii sintetizează catecolaminele (noradrenalina, dopamina) și indolamine (serotonina), care, pe lîngă rolul de mediator chimic au și rol neurohormonal, modulînd trecerea liberinelor în sistemul porthipofizar. Majorita-

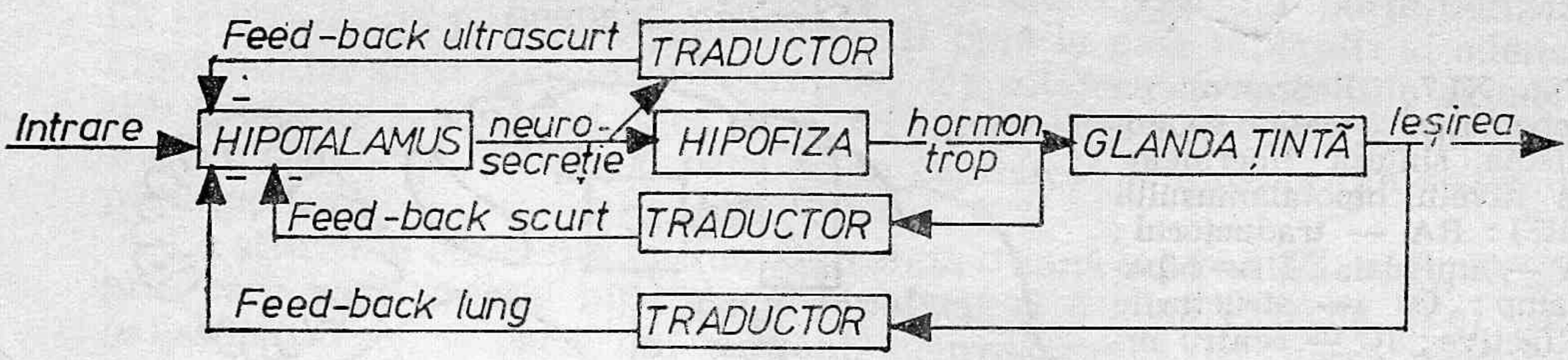


Fig. XI.8. Tipuri de conexiuni inverse implicate în reglarea sistemului endocrin.

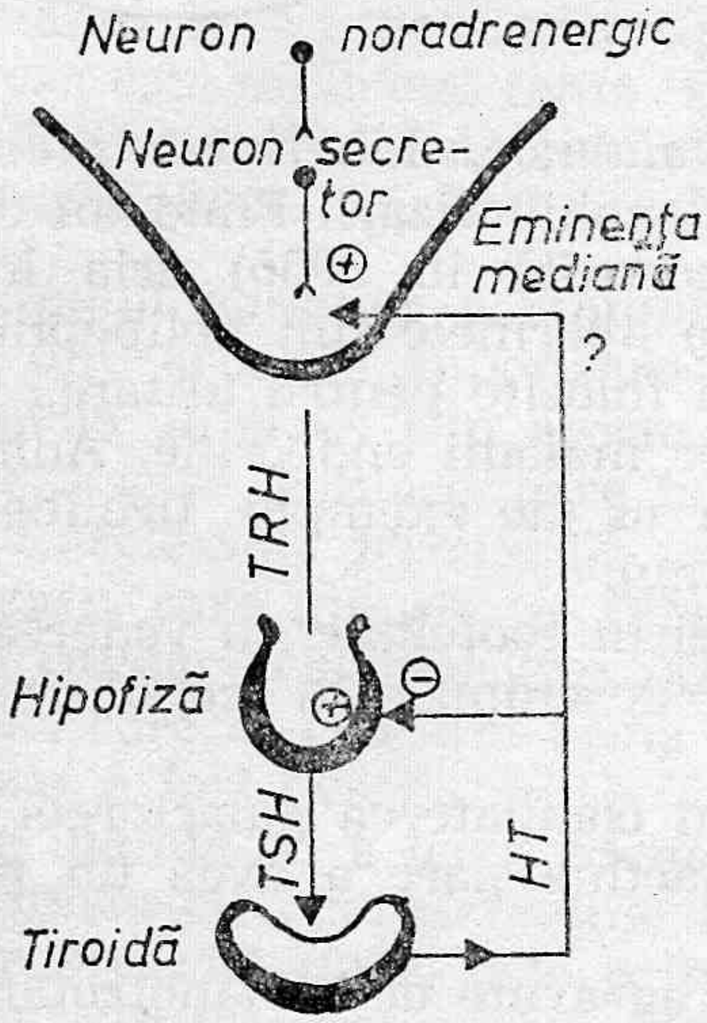
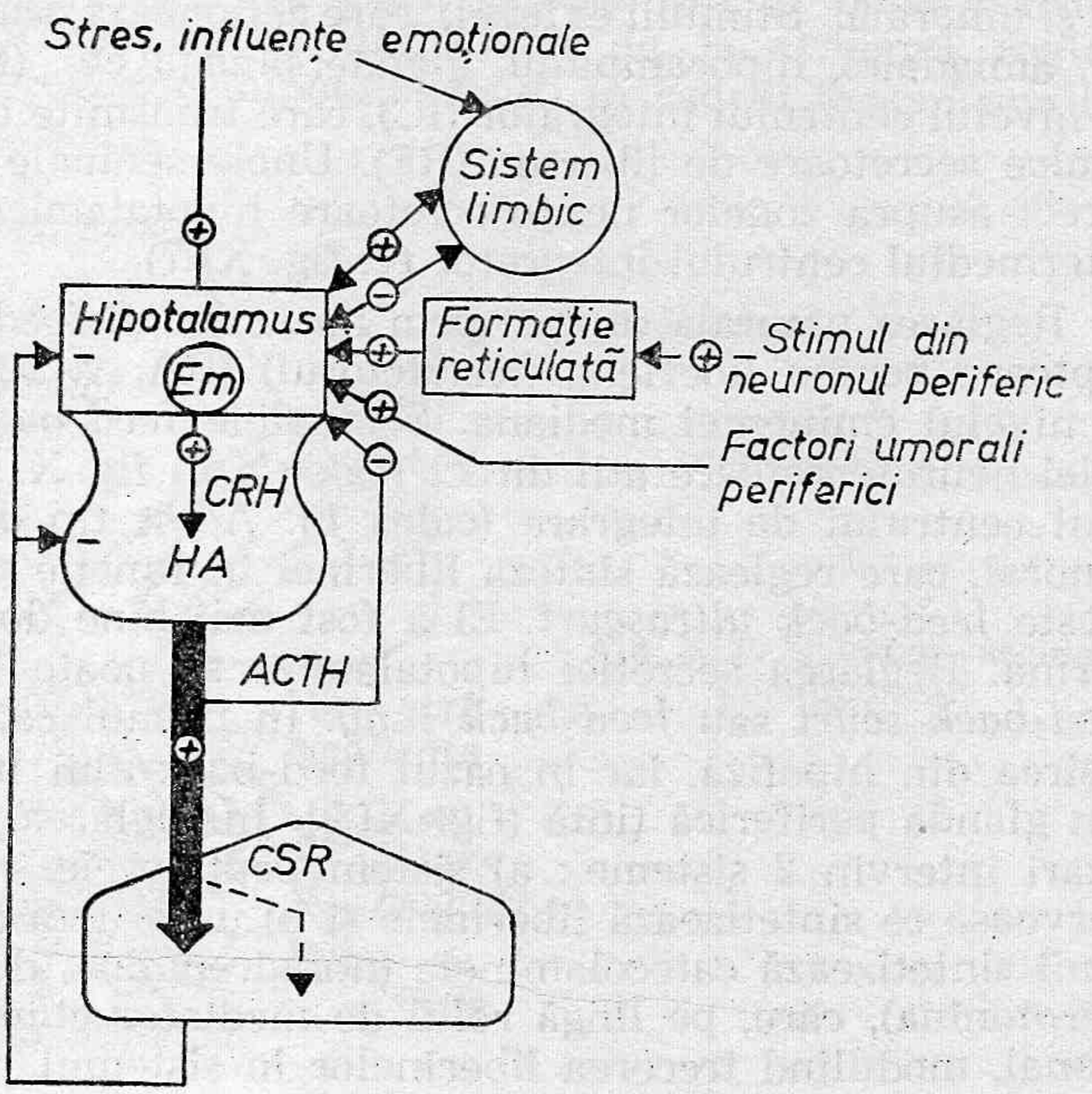


Fig. XI.9. Reglarea secreției tirotropinei (TSH) : HT — hormoni tiroidieni ; TRH — tiroliberina.

Fig. XI.10. Reglarea secreției corticotropinei (ACTH) : CRH — corticoliberina ; HA — hipofiza anterioară ; Em — eminența mediană ; CSR — corticosuprarenala (din T e o d o r e s c u - E x a r c u).



tea corpilor celulari ai sistemului serotoninergic și noradrenergic se găsesc în trunchiul cerebral, iar tractul dopaminergic tubero-infundibular își are originea chiar la nivelul hipotalamusului, în corpii celulari din nucleul arcuat și periventricular.

Reglarea secreției tirotropinei (TSH) se realizează prin feed-back scurt și lung. Receptorii pentru hormonii tiroidieni (T_3, T_4) transmit semnalul feed-back direct hipofizei, diminuînd secreția de TSH sau reactivitatea hipofizei la tiroliberină. Nu este exclusă nici posibilitatea acțiunii hormonilor tiroidieni direct asupra hipotalamusului (fig. XI.9).

Tiroliberina este secretată de zona anterioară a hipotalamusului și depozitată la nivelul eminenței mediane. Noradrenalina și dopamina stimulează secreția tiroliberinei, fapt ce s-ar încadra într-un sistem de reglare monaminergic.

Estrogenii și corticosteroizii pot influența secreția de TSH : doze mari de estrogeni inhibă, iar doze mici stimulează secreția. De asemenea, doze mari de glucocorticoizi manifestă un efect inhibitor. Prostaglandinele au proprietăți de tiroliberină, crescînd acumularea de AMPc în celulele hipofizare și eliberînd TSH.

La homeoterme unul din cei mai importanți factori de mediu, care afectează secreția de TSH, îl constituie temperatura. O intensificare a funcției tiroidiene poate fi observată la șobolan chiar după o oră de expunere la frig moderat ; expunerea la temperaturi foarte joase determină o inhibare a secreției.

Reglarea secreției corticotropinei (ACTH) se află sub controlul direct al hipotalamusului, prin intermediul *corticoliberinei.* Reglarea pe cale umorală se realizează prin feed-back lung și scurt, receptorii pentru glucocorticoizi aflîndu-se atît la nivelul hipotalamusului, cît și al hipofizei (fig. XI.10).

O multitudine de stimuli pot induce secreția ACTH-ului hipofizar, intensificînd hormonogeneza corticosuprarenalei. Toți factorii fizici, psihici sau sociali, care intensifică secreția corticosuprarenalei, reprezintă din punct de vedere biologic *factori stresanți.* În toate reacțiile stresante și în toate fazele stresului participă sistemul hipotalamus-hipofiza-corticosuprarenală. Dacă avem în vedere că hipotalamusul este controlat de alte structuri nervoase, modul de răspuns poate fi modificat în multe privințe. Există date care au arătat că sistemul limbic manifestă atît efecte stimulatorii, cît și inhibitorii asupra axei indicate. De asemenea, s-a stabilit că în timp ce o recompensă sau plăcere inhibă axa menționată, o pedeapsă sau o neplăcere o activează.

Axa indicată constituie o parte a mecanismului de apărare în condițiile de stres. Faza inițială a răspunsului organismului la stres constă în activarea porțiunii posterioare, ergotrope, a hipotalamusului, care determină o serie de reacții vegetative simpatice : tahicardie, vasodilatație în teritoriul muscular, secreția medulosuprarenalei, glicogenoliza și lipoliza, dilatarea pupilei, constricția plexului capilar din teritoriul tegumentar, piloerecție, hiperpnee. Faza secundară constă în activarea ariei hipotalamice anterioare, care determină activarea secreției de ADH și ACTH, producerea glucocorticoizilor cu rol protector, retenția apei și a sărurilor, cît și alte reacții. Acest lanț de evenimente poate fi considerat ca un model de bază privind răspunsul integrat al organismului la acțiunea factorilor stresanți.

Noradrenalina, serotonina și acetilcolina joacă rol de mediatori în activitatea diferitelor structuri nervoase implicate în reglarea axului hipotalamus-hipofiza-corticosuprarenala ; sistemul noradrenergic pare a avea rol inhibitor, iar sistemul colinergic, rol stimulator al sistemului. Sistemul serotoninergic intervine în medierea secreției corticoliberinei în stările de stres.

Reglarea secreției somatotropinei (STH) se realizează prin mecanism feed-back scurt. Hipotalamusul secretă 2 liberine reglatoare : *somatoliberina* și *somatostatina,* ultima cu rol inhibitor asupra sintezei și eliberării STH-ului.

Ca factori stimulatori nespecifici a secreției STH, intervine hipoglicemia insulinică sau de inaniție, hiperaminoacidemia și hormonii tiroidieni. STH-ul din plasmă crește și după administrarea de catecolamine și inhibitori beta-adrenergici, vasopresină sau L-dopa. Dintre aminoacizi arginina este cea mai eficace și perfuzia cu acest aminoacid se utilizează în clinică pentru explorarea funcțională a secreției hipofizare a STH-ului.

Corticoizii, estrogenii, inhibitorii alfa-adrenergici diminuează secreția de STH. Semnalul feed-back negativ este furnizat și de *somatomedin,* un factor de sulfatare de origine hepatică, care este implicat în producerea efectelor de creștere a cartilajelor și oaselor de către STH (fig. XI.11).

La om și maimuță stările de stres stimulează secreția de STH, în timp ce la șobolan reduc nivelul hormonului de creștere.

Reglarea secreției melanotropinei (MSH). Lezarea hipotalamusului intensifică pigmentarea pielii, ceea ce sugerează că hipotalamusul secretă un factor inhibitor — *melanostatina* — asupra secreției MSH. Există și un factor hipotalamic stimulator — *melanoliberina* — care pare a fi dominat de melanostatină. La amfibii, există fibre nervoase adrenergice, care pătrund în lobul intermediar, exercitînd un control asupra secreției MSH. Melatonina, secretată de pineală, inhibă secreția MSH-ului. A fost pusă în evidență și posibilitatea de autoreglare prin feed-back negativ, care se închide la nivelul hipotalamusului.

Reglarea secreției prolactinei (PRL sau LTH) se realizează pe cale predominant reflexă, factorul declanșator fiind reprezentat de excitația mecanică a sferei genitale din timpul travaliului și ulterior a regiunii mamelonare produsă de actul suptului. Stimulul de sucțiune determină secreția și a ACTH, STH și a ocitocinei, inhibînd în același timp secreția

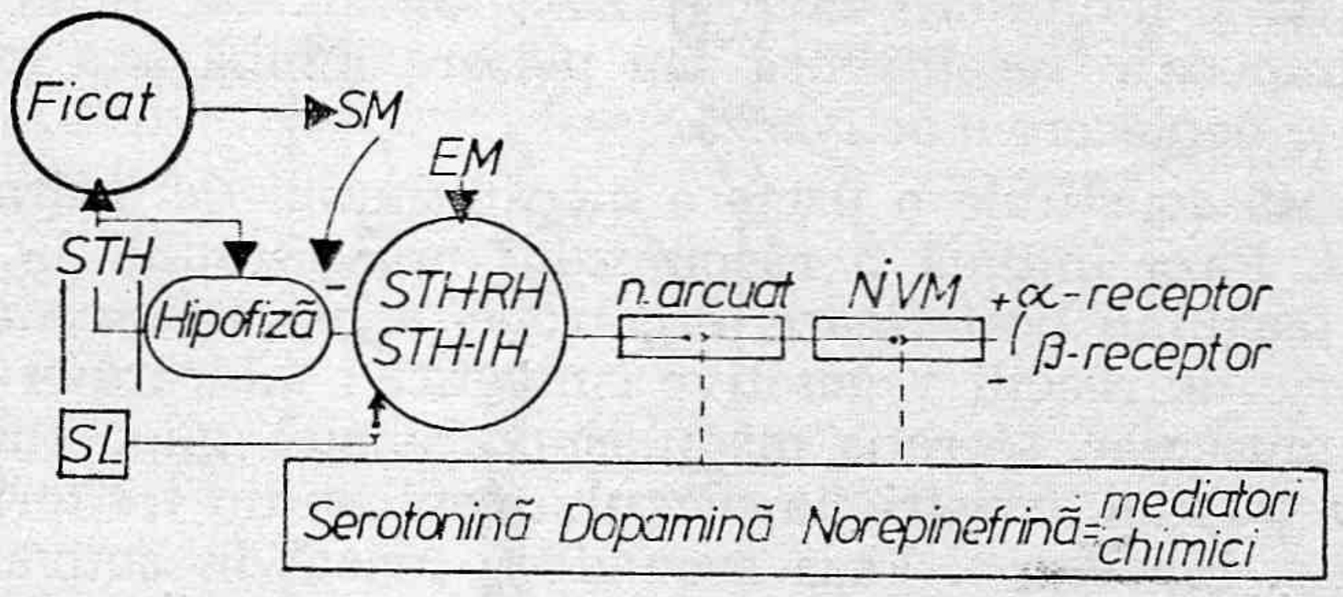


Fig. XI.11. Reglarea secreției somatotropinei. NVM — nucleul ventromedian ; N. arcuat — nucleul arcuat ; SL — sistem limbic ; EM — eminența mediană (conținînd somatoliberină și somatostatină) ; STH — somatotropina ; SM — somatomedin ; STH-RH — somatoliberina ; STH-IH — somatostatina) (Din Vasilescu, Aşgian).

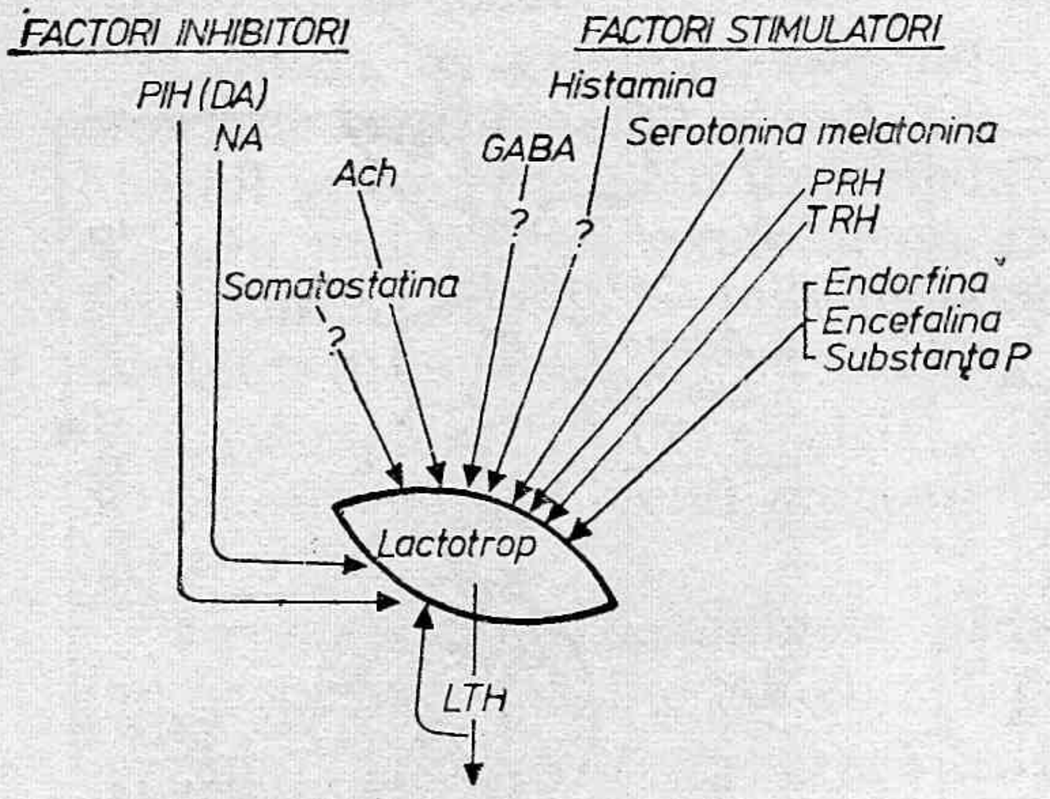


Fig. XI.12. Unii factori activatori și inhibitori ai secreției prolactinei (LTH). DA — dopamina ; PIH — prolactostatina ; PRH — prolactoliberina ; TRH — tiroliberina ; GABA — acidul gama amino butiric (Din Vasilescu, Așgian).

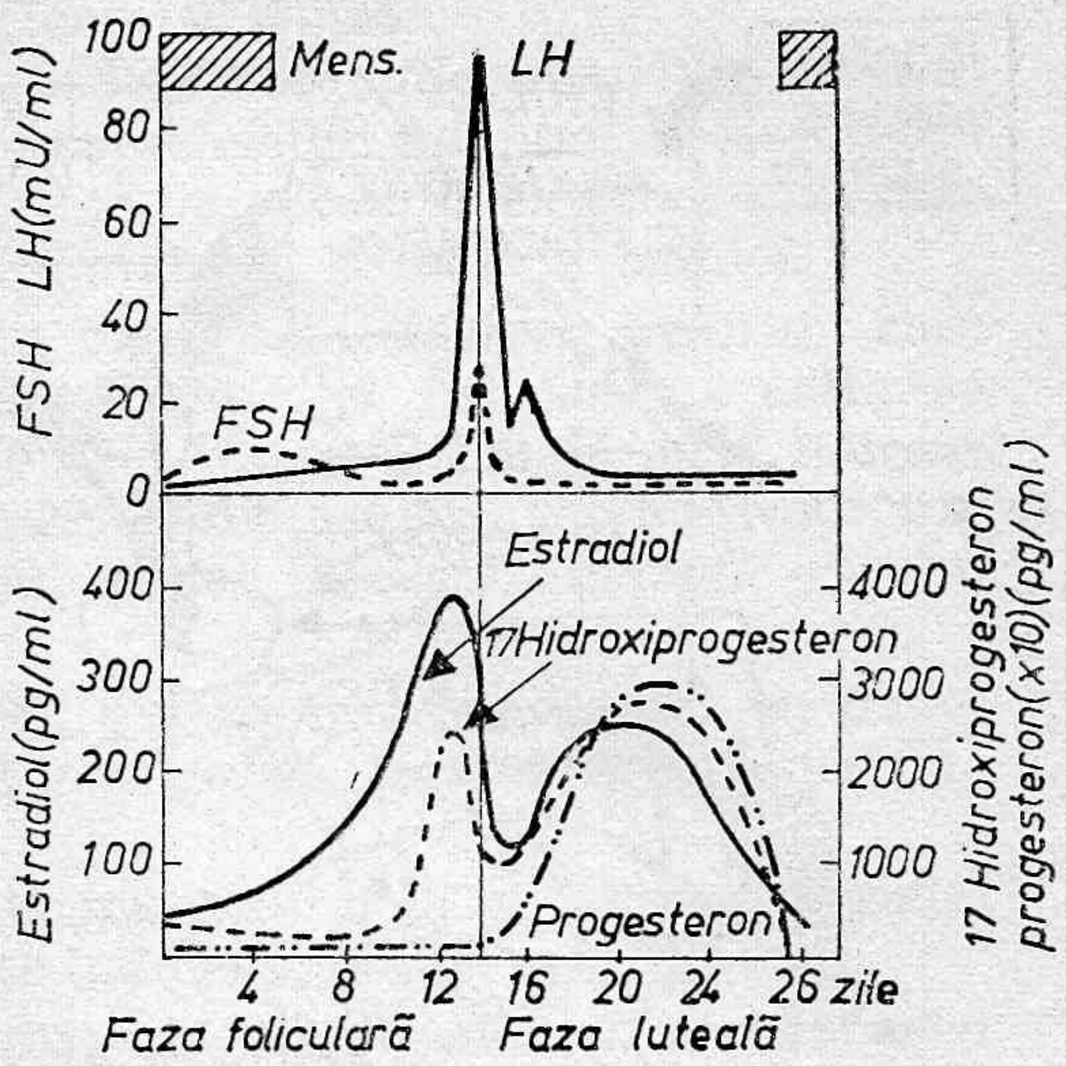


Fig. XI.13. Modificările concentrațiilor hormonale din sînge în decursul unui ciclu menstrual normal : Mens — menstruație ; FSH — folitropina ; LH — lutropina. Ovulația e indicată prin linia verticală de la mijlocul ciclului (după Odell și Moyer).

de FSH și LH. Efectul inhibitor asupra hormonilor gonadotropi ar putea fi responsabil de inhibarea fertilității, care se observă la femeie și femele în perioada alăptării.

Tireoliberina stimulează și secreția de LTH la mamifere și om.

Hipotalamusul manifestă cu precădere un rol inhibitor asupra secreției prolactinei. Acest efect se exercită prin *prolactostatină* care se pare a fi *dopamina*. A fost pusă în evidență și *prolactoliberina*, cu rol stimulator asupra secreției LTH. Rolul de neurotransmițător pentru LTH este îndeplinit de un mecanism serotoninergic.

Estrogenii, testosteronul și progesteronul diminuează cantitatea de prolactostatină, cresc concentrația prolactinei și stimulează lactația.

Reglarea secreției LTH se face și printr-un mecanism feed-back, care se închide la nivelul hipofizei. Unii din factorii reglatori ai LTH sînt indicați în figura XI.12.

Reglarea secreției gonadotropinelor hipofizare. Secreția gonadotropinelor hipofizare se află sub controlul unei singure neurosecreții hipotalamice, denumite *gonadoliberină*. Eliberarea selectivă a folitropinei (FSH) sau a lutropinei (LH) depinde de concentrația hormonilor sexuali : excesul de estrogeni determină eliberarea LH, concomitent cu inhibarea secreției FSH și invers în cazul progesteronului (fig. XI.13). La bărbat secreția de FSH și LH se află sub acțiunea stimulatoare tonică a ariei hipofizotrope producătoare de gonadoliberină. La femeie în afară de acest centru tonic de stimulare, ciclul menstrual este reglat prin centrii localizați în aria hipotalamică anterioară și suprachiasmatică, care intervin prin intermediul centrului tonic hipotalamic și determină astfel ciclurile ovariene (fig. XI.14, *A*).

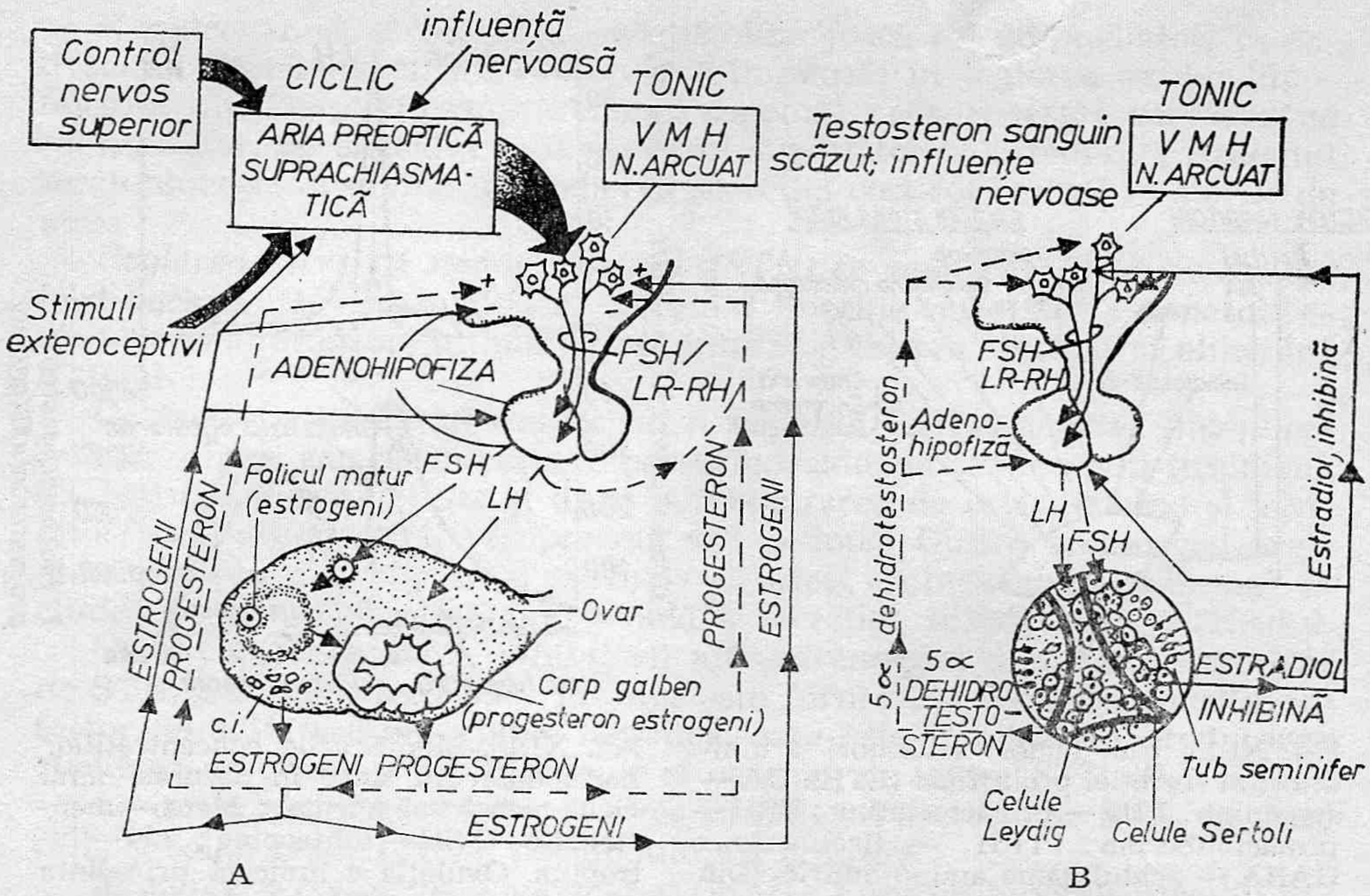


Fig. XI.14. Reglarea secreției gonadotropinelor : La femeie (A) alături de centrul tonic de stimulare, care se află și la bărbat (B), periodicitatea e reglată prin centrul ciclic, din aria hipotalamică anterioară și suprachiasmatică. C.I. — celule interstițiale, producătoare de estrogeni ; VMH — nucleul ventromedian hipotalamic.

O influență majoră asupra secreției gonadotropinelor o exercită steroizii secretați de gonade. La șobolan, administrarea estrogenilor sau androgenilor inhibă secreția FSH și LH la ambele sexe iar tratamentul cu progesteron inhibă secreția de LH, avînd un efect redus asupra secreției FSH.

Castrarea determină la ambele sexe o creștere a gonadoliberinelor hipotalamice și a FSH și LH hipofizar, ca urmare a înlăturării semnalului feed-back negativ. Din aceleași motive la femei, o dată cu instalarea menopauzei și întreruperea secreției ovariene, plasma și urina prezintă valori crescute de gonadotropine.

Estrogenii, progesteronul și androgenii acționează asupra hipofizei prin intermediul hipotalamusului bazal median. Estrogenii pot exercita și un efect direct de stimulare a secreției de LH, acționînd și direct asupra hipofizei. Acest feed-back pozitiv al estrogenilor, ar putea fi răspunzător de secreția explozivă de LH, care are loc cu 16—24 ore înaintea ovulației (v. fig. XI.13).

La bărbat, diminuarea secreției LH se efectuează prin androgenii testiculari. Date recente stabilesc că inhibarea LH are loc sub acțiunea *5 alfa dehidrotestosteron,* formă redusă a testosteronului, obținută la nivelul celulelor androgene dependente. Deprimarea secreției de FSH s-ar produce prin intervenția unui polipeptid denumit *„inhibina“* și de *estradiol,* care sînt produși de celulele Sertoli sub acțiunea FSH (P. Franchimont și col. 1975).

Implantînd FSH și LH la nivel hipotalamic, s-a observat o scădere a secreției lor hipofizare, ceea ce constituie un indiciu al reglării funcției

gonadotrope hipofizare prin mecanism feed-back scurt.

În afara factorilor hormonali menționați, alte informații din mediul intern și extern concură la asigurarea caracterului adaptativ al secreției FSH și LH. Dintre aceștia fac parte : lumina, stimulii exteroceptivi mecanici, mirosul, temperatura, deficitul alimentar și factorii psihici.

Lumina, de exemplu, este unul din principalii factori externi, care imprimă la păsări caracterul sezonier al ovulației. Se pare că acțiunea luminii se exercită prin intermediul epifizei. Această glandă, prin hormonul său *melatonina,* exercită un efect inhibitor asupra secreției FSH și LH. Lumina inhibă sinteza melatoninei și prin aceasta înlătură efectul inhibitor al pinealei.

La femele de iepuri și pisici, stimulii exteroceptivi mecanici, cu punct de plecare de la nivelul mucoasei vulvo-vaginale, produc descărcarea de LH și ovulația.

La unele specii de animale, prezența masculului în apropierea femelei sau propria sa imagine în oglindă, poate induce ovulația.

Subnutriția, o dietă săracă în fosfați și Mg, vitamine și aminoacizi esențiali inhibă la femele creșterea foliculului și ovulația, iar la masculi — spermatogeneza.

Catecolaminele (noradrenalina și dopamina) și indolaminele (serotonina) nu par să joace un rol capital în procesele de reglare hipofizo-gonadice. Totuși, a fost stabilit rolul modulator al acestor monoamine asupra fluxului gonadoliberinei spre adenohipofiză. În ansamblu, din numeroasele cercetări experimentale rezultă că, serotonina ar diminua iar catecolaminele ar amplifica comanda pe axa gonadotropă.

Recepția diverselor informații nervoase și umorale are loc la nivelul hipotalamusului, a cărui reactivitate variază în funcție de cantitatea hormonilor sexuali. De exemplu, numărul de neuroni hipotalamici activați de un stimul olfactiv, se dublează la femela de șobolan în perioada de estru.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Baciu, I. *Fiziologie.* Ed. Didactică și Pedagogică București, 1977.

Badiu, Gh., Teodorescu-Exarcu, I. *Fiziologia și fiziopatologia sistemului nervos.* Ed. Medicală, București, 1978.

Dancășiu, Minerva. *Citologie comparată a adenohipofizei.* Ed. Academiei R. S. România, 1974.

Eckert, R., Randall, D. *Animal Physiology.* W .H. Freeman and Comp. San Francisco 1978.

Groza, P. *Fiziologie umană.* Ed. Didactică și Pedagogică București, 1980.

Hefco, V. *Fiziologie animală : funcțiile de relație.* Lit. Univ. Iași, 1978.

Hefco, V. *Fiziologie animală : sistemul endocrin, reproducerea, funcțiile de nutriție.* Lit. Univ. Iași, 1980.

Popoviciu, L., Haulică, I. *Patologia sistemului nervos vegetativ.* Ed. Medicală, București, 1982.

Roșca, I. D. *Fiziologia animală.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1977.

XII. FORMAȚIA RETICULATĂ

Formația reticulată (F.R.) este cunoscută anatomiștilor și histologilor încă de pe la sfîrșitul secolului trecut. Din punct de vedere funcțional, ea a atras atenția fiziologilor odată cu următoarele constatări ale lui F. Bremer:

— o pisică cu nevraxul secționat în C_1 (fig. XII.1, *A*) prezintă alternanțe de veghe și somn ca și pisica normală (preparat: encefal izolat);

— dacă secțiunea este practicată imediat în fața protuberanței (fig. XII.1, *B*), animalul doarme continuu (preparat: „creier izolat").

Prin urmare, în spatele secțiunii B există structuri nervoase care comandă starea de veghe. Zece ani mai tîrziu, H. W. Magoun face o constatare complementară. El arată că, prin stimularea diferitelor zone ale formației reticulate, se pot obține atît efecte facilitatoare cît și efecte inhibitoare asupra centrilor medulari. Deci, în formația reticulată există structuri capabile să amplifice sau să suprime răspunsul neuronilor motori la solicitările reflexe sau de origine corticală.

Aceste două categorii de experiențe au suscitat interesul neurofiziologilor pentru funcțiile acestei structuri complexe.

1. ORGANIZARE GENERALĂ

Delimitare. Din punct de vedere anatomic, formația reticulată se întinde de la măduva spinării pînă la nucleii bazali ai creierului. Neurofiziologii recunosc sub denumirea de formație reticulată numai coloana centrală de țesut nervos a trunchiului cerebral, de la bulb la hipotalamusul posterior (formația reticulată bulbo-ponto-mezencefalică). După discuții îndelungate, s-a stabilit că și nucleii talamici nespecifici (nucleii liniei mediane, majoritatea nucleilor intralaminari), împreună cu nucleii din hipotalamusul posterior și lateral, fac parte din formația reticulată, constituind capătul rostral al acesteia.

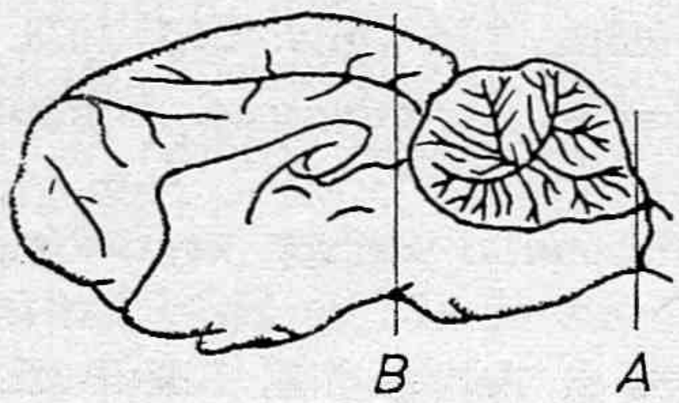


Fig. XII.1. Preparat „encefal izolat" (secțiunea A) și preparat „creier izolat" (secțiunea B).

Structură. Termenul „formație reticulată“ sau „substanță reticulată“ definește o structură în formă de rețea. Dacă privim la microscop un fragment de țesut din această structură, se observă o mulțime de ramificații nervoase care se întretaie, se intrică într-o rețea complicată, în ochiurile căreia se găsesc numeroase celule nervoase de mărime și formă foarte diferită. Majoritatea neuronilor au dendrite lungi, puțin ramificate, iar axonii lor emit numeroase colaterale în direcții foarte diferite (fig. XII.2). Deoarece mulți neuroni au axoni scurți, alcătuind în ansamblul lor o structură aparent omogenă și difuză, inițial s-a crezut că întreaga formație reticulată constituie o vastă rețea polisinaptică difuză. Cercetările ulterioare au corectat această imagine. S-a arătat, de exemplu, că în formația reticulată există numeroase componente diferențiate structural și biochimic, specializate sub aspect funcțional. Alături de neuroni mici și mijlocii, au fost identificați numeroși neuroni giganți care își trimit axonii lungi în diferite etaje ale sistemului nervos central. S-au pus în evidență numeroși nuclei proprii (peste 98) și sisteme funcționale diferențiate. Toate acestea fac ca F.R. să nu mai fie astăzi considerată ca o structură omogenă și difuză.

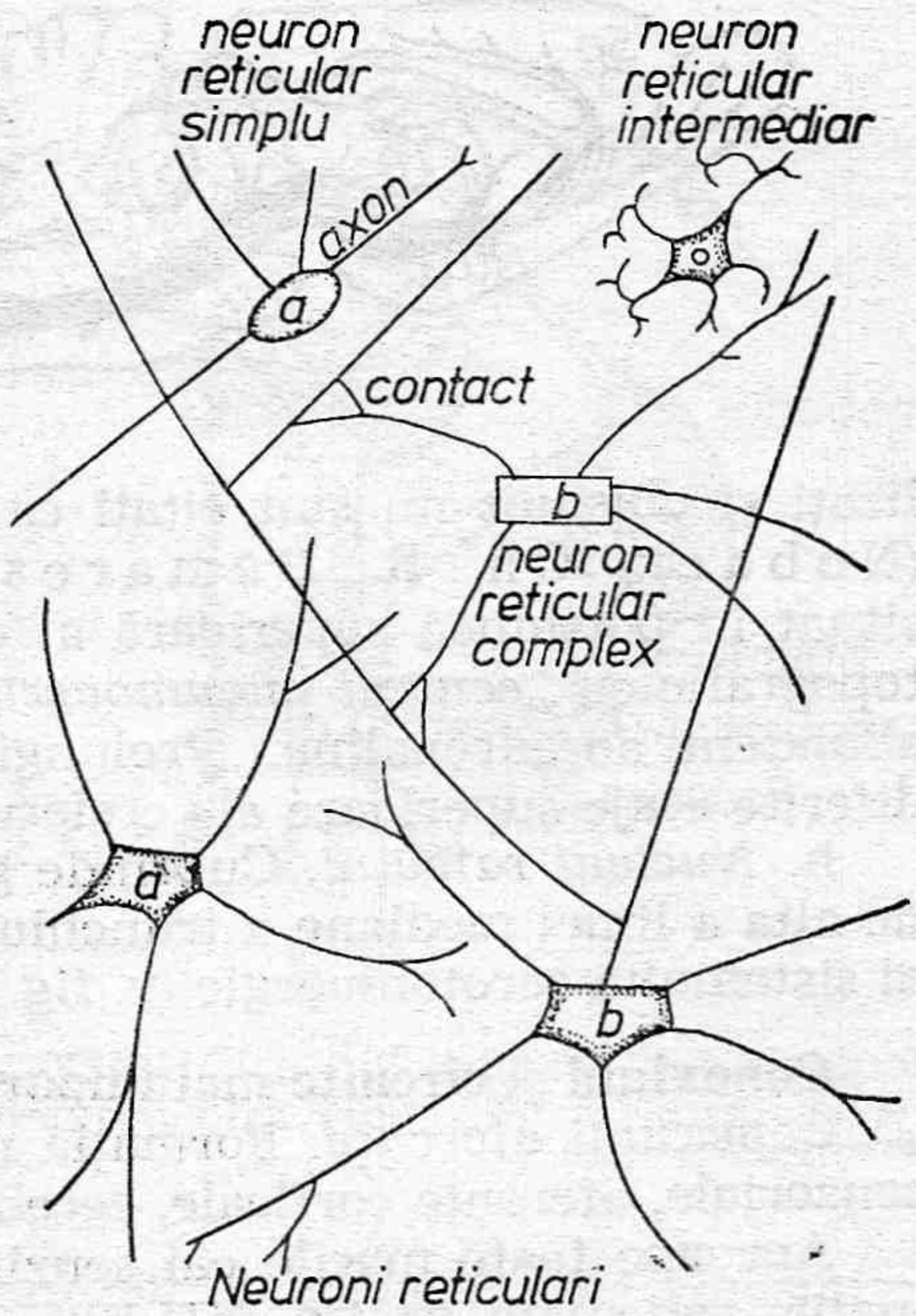


Fig. XII.2. Neuroni reticulari și moduri de conexiune (după D. I. Bowsher, 1976).

Nuclei mai importanți.

a. *Nucleul gigantocelular.* Se găsește situat în vecinătatea olivei bulbare, polul rostral ajungînd la nivelul nucleului nervului facial. Are conexiuni cu măduva spinării, cu cortexul cerebral și cu diencefalul.

b. *Nucleul reticulat ventral.* Este o continuare a nucleului gigantocelular. Are conexiuni bilaterale cu măduva spinării și contribuie la formarea căii reticulo-talamice.

c. *Nucleul paramedian.* Are conexiuni bilaterale cu cerebelul și primește aferențe de la cortexul frontal.

d. *Nucleul tegmentar pontin.* Are și el conexiuni bilaterale cu cerebelul. Mai primește aferențe de la măduva spinării și de la neocortex.

e. *Nucleul pontin caudal.* Este o continuare în sens rostral a nucleului gigantocelular. Primește aferențe de la cortexul senzitivo-motor și din tect. Trimite eferențe spre măduva spinării și talamus. Unele fibre ajung și în hipotalamus și subtalamus.

f. *Nucleul pontin oral.* Este o prelungire în sens rostral a nucleului pontin caudal. Prezintă conexiuni bilaterale cu măduva spinării. Mai primește aferențe de la neocortex.

g. *Locus coeruleus,* nucleii roșii, nucleul interpeduncular din mezencefal și complexul nucleilor olivari inferiori sînt considerați prea specia-

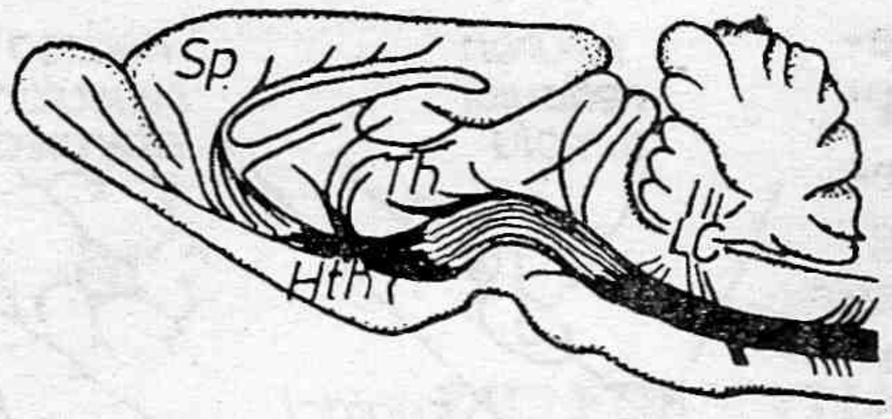


Fig. XII.3. Locus coeruleus și fibrele sale noradrenergice :
Lc — locus coeruleus ; Hth — hipotalamus ; Th — talamus ; Sp — septum (după A. Belova și colab., 1978).

lizați și obișnuit nu sînt citați ca făcînd parte din formația reticulată (Noback, Ch. R., Demarest, R. J., 1975). Locus coeruleus este situat în porțiunea superioară a formației reticulate pontine, și coincide topografic cu *„centrul pneumotaxic"*. Neuronii acestui nucleu sintetizează abundent noradrenalină. Prelungirile sale lungi se distribuie bogat în diferite etaje superioare ale creierului (fig. XII.3).

h. *Nucleul rafeului*. Cuprinde grupări de neuroni situați de-o parte și de alta a liniei mediane a trunchiului cerebral. Constituie locul de origine al sistemului serotoninergic (v. fig. XII.7).

Conexiuni și circuite mai importante.

Conexiuni aferente. Formația reticulată primește aferențe senzitivo-senzoriale, aferențe corticale, cerebeloase, diencefalo-limbice, etc.

Aproape toate marile căi senzitivo-senzoriale trimit colaterale în formația reticulată (v. fig. XII.10). Aferențele somestezice (exteroceptive, proprioceptive, interoceptive, nociceptive) ajung în F.R. atît pe calea colateralelor, cît și pe calea directă a fasciculului paleo-spino-talamic și spino-reticulat.

Scoarța cerebrală emite proiecții abundente în formația reticulată. Proiecțiile corticale provin în special din ariile oculo-motoare, senzori-motoare, parietala superioară și temporala superioară. Aferențele corticale lungi se termină preferențial în regiunea ponto-bulbară.

Aferențele cerebeloase provin mai ales din lobul anterior al cerebelului. Ar mai fi de semnalat : aferențele diencefalice din corpii striați și structuri ale sistemului limbic.

Conexiuni eferente. Ele pot fi împărțite în : conexiuni ascendente și descendente. Eferențele ascendente vizează în primul rînd scoarța cerebrală. Neuronii care le proiectează sînt situați mai ales în regiunea caudală a tegmentului mezencefalic și în regiunea bulbară (F.R. mezencefalică conține atît neuroni cu proiecție ascendentă, cît și neuroni cu proiecție descendentă). Există două ipoteze privind posibilitățile de transmitere către cortex : a) talamică (talamusul difuz) și b) extratalamică, care ar implica transmiterea stimulilor la scoarță prin subtalamus, hipotalamus și capsula internă.

Eferențele spre cerebel derivă din trei nuclei mai importanți : nucleul reticulat oral pontin, nucleul reticulat lateral și nucleul paramedian.

Eferențele descendente își au originea în nucleii amintiți. Ele fac sinapsă la nivelul neuronilor motori și intercalari ai măduvei spinării.

Circuite. Din descrierea conexiunilor bilaterale se pot deduce o serie de circuite funcționale cu rol de autoreglare și control. În figura XII.4 și XII.5, redăm doar trei asemenea circuite importante.

Conexiuni și moduri de conducere intrareticulare. Conexiunile din interiorul formației reticulate sînt extrem de numeroase și complicate. Conexiunile dintre neuroni alcătuiesc circuite complicate reverberante și

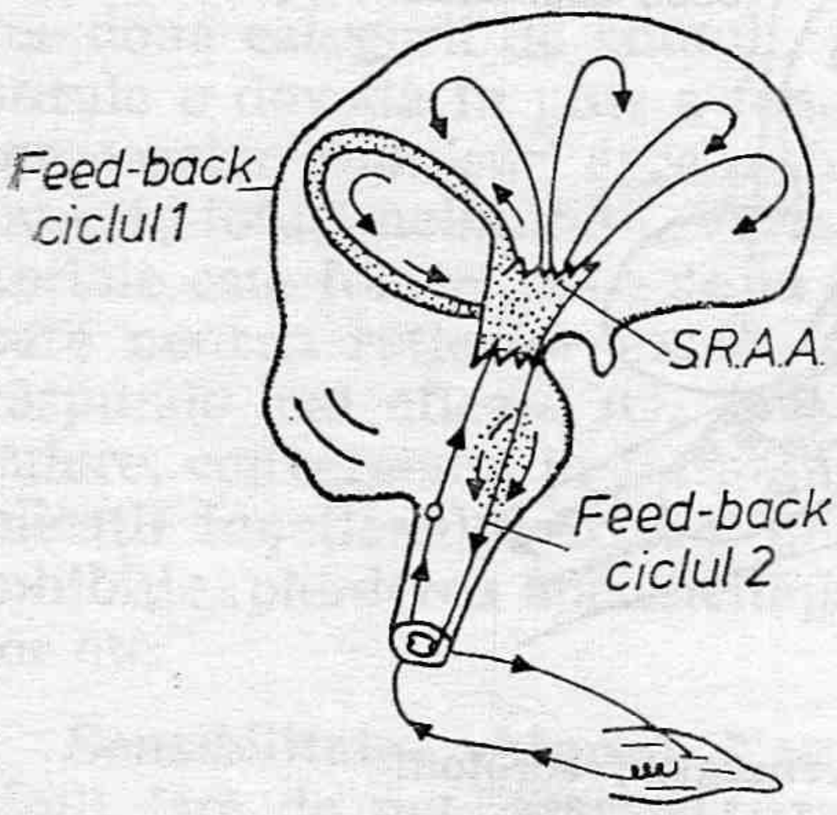


Fig. XII.4. Dublul circuit feed-back al formației reticulate (după A. C. Guyton, 1974)

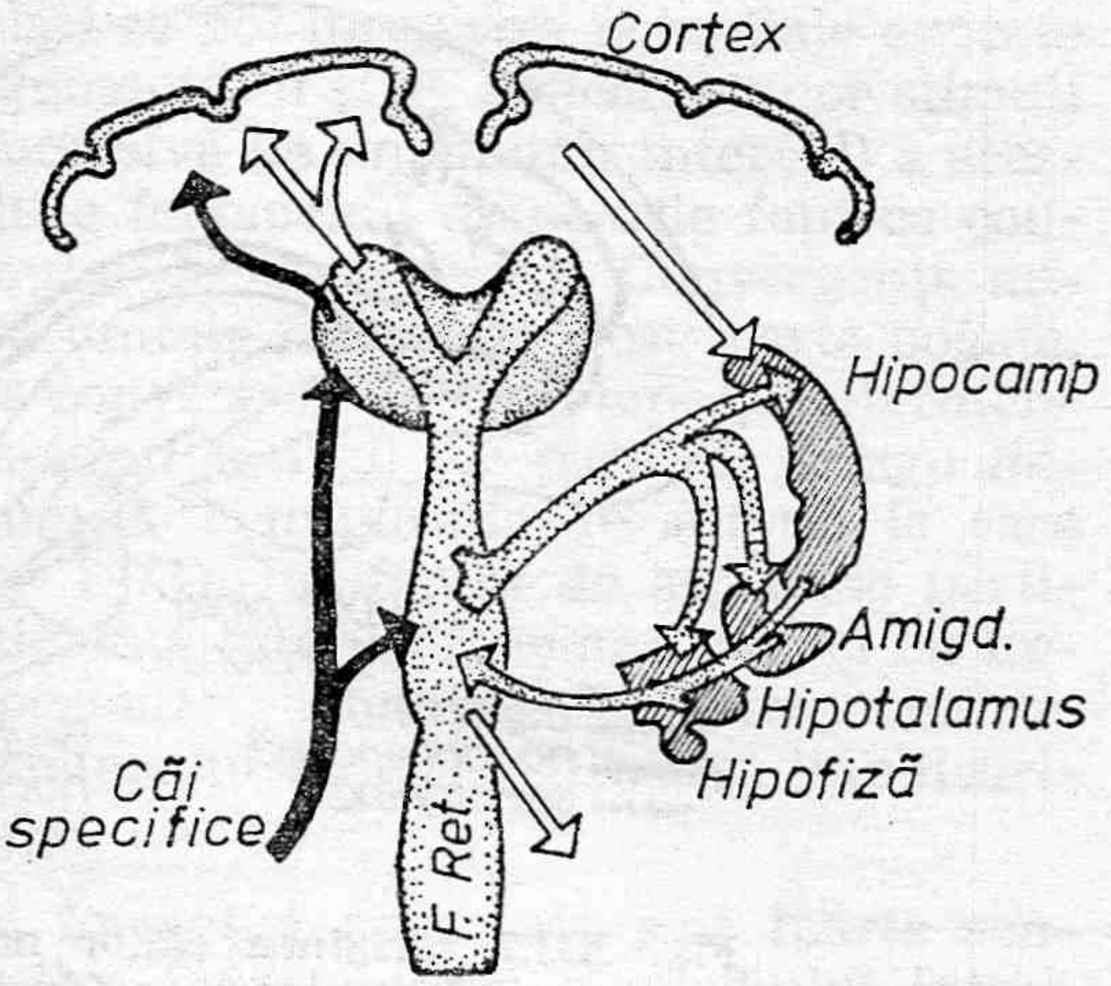


Fig. XII.5. Circuitul reticulo-limbico-hipotalamo-reticulat (după P. Gloor, 1961).

în lanț multiplu. În figura XII.6, redăm cîteva modalități de transmitere a excitației în formația reticulată a trunchiului cerebral și un mod de conexiune în lanț multiplu, prin care se mărește dispersia laterală a influxurilor nervoase.

Subsisteme funcționale. G. Moruzzi și H. W. Magoun (1948) au propus prima împărțire a formației reticulate în trei mari sisteme (de fapt, subsisteme ale F.R.) : a) sistemul reticulat ascendent activator (S.R.A.A.), cu rol în activarea scoarței cerebrale ; b) sistemul reticulat facilitator descendent (S.R.F.D.), cu rol în facilitarea activității motoneuronilor medulari și c) sistemul reticulat inhibitor descendent (S.R.I.D.), cu rol de a inhiba activitatea neuronilor motori medulari. La aceste trei sisteme se mai poate adăuga și un sistem inhibitor ascendent.

Punerea la punct a metodelor și tehnicilor de histofluorescență (B. Falk, 1962), a permis evidențierea unor sisteme funcționale după natura mediatorului chimic. S-a pus în evidență un sistem noradrenergic (mediator chimic noradrenalina), un sistem colinergic (mediator chimic acetilcolina), un sistem serotoninergic (mediator chimic serotonina) și un sistem dopaminergic (mediator chimic dopamina) (fig. XII.7). În figură

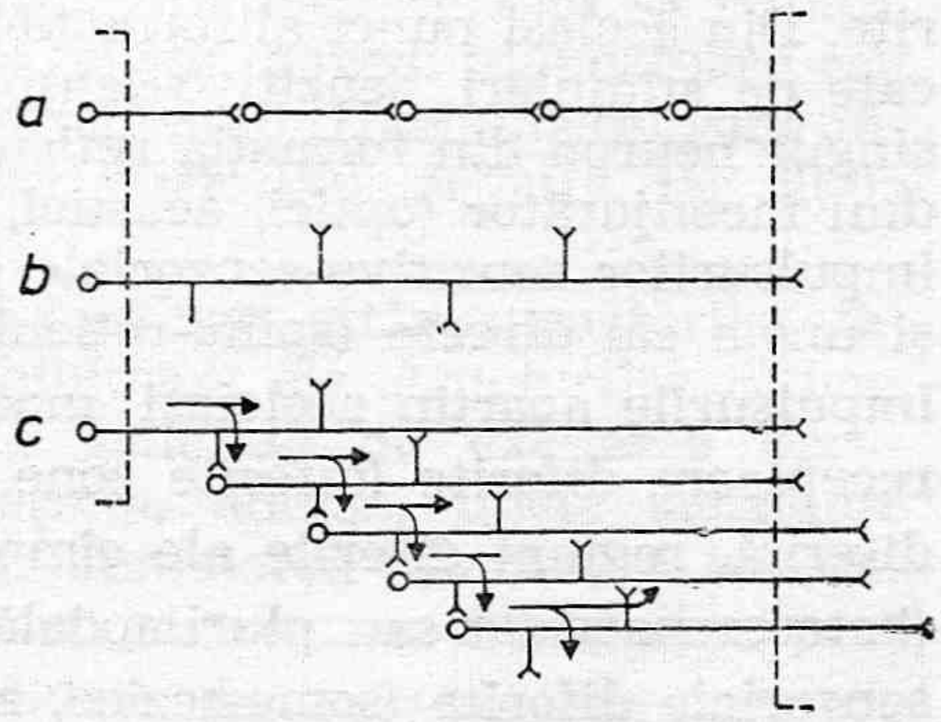


Fig. XII.6. Conexiuni și moduri de transmitere a excitației în interiorul formației reticulate (după M. și A. Scheibel, 1958) :

a — neuroni cu axon scurt, cu transmitere polisinaptică și latență lungă ; *b* — mod de conducere obișnuit prin formația reticulată ; *c* — mod în care colaterale ale fibrelor lungi formează circuite foarte complexe în interiorul formației reticulate, mărind dispersia laterală a fibrelor și a excitațiilor nervoase.

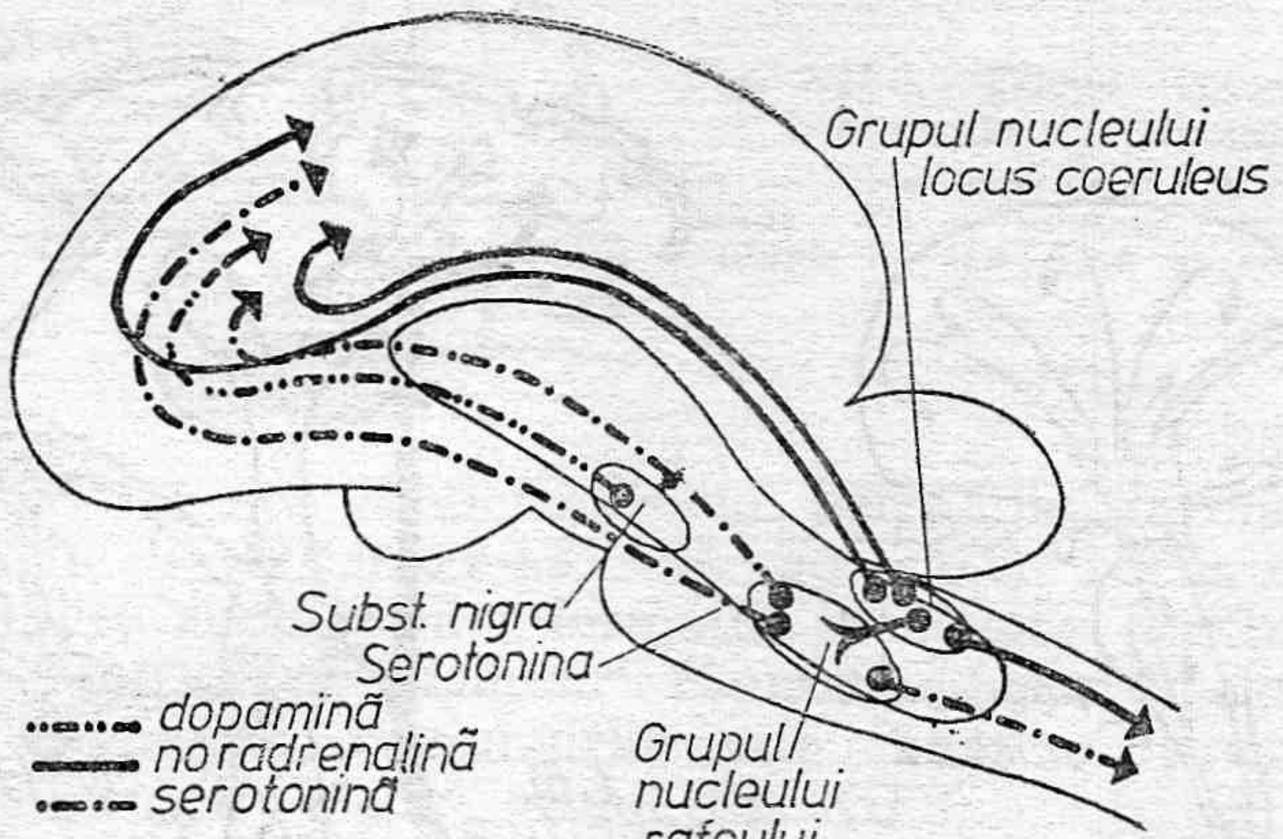


Fig. XII.7. Originea căilor noradrenergice, serotoninergice și dopaminergice (după F. Lille, 1974). Explicația în text).

nu este prezentat sistemul colinergic, deoarece neuronii acestui sistem nu sînt grupați în formațiuni prea bine delimitate anatomic. Conform unor date mai noi (A. Routtenberg, 1978), neuronii dopaminergici se găsesc și în tegmentul mezencefalic.

2. PROPRIETĂȚI FUNCȚIONALE

Înainte de a face descrierea funcțiilor, considerăm necesar să ne oprim asupra unor proprietăți funcționale esențiale ale formației reticulate și asupra unor mecanisme care permit desfășurarea normală a acestor funcții.

Activitatea „spontană" a neuronilor reticulari. Neuronii dintr-un fragment izolat de formație reticulată (izolat sub aspectul aferențelor, dar cu circulația intactă) manifestă încă o activitate bioelectrică ritmică. Acest mecanism „autonom", datorită căruia formația reticulată mai păstrează un anumit tonus funcțional, chiar după suprimarea oricăror conexiuni aferente, este întreținut probabil de factori umorali locali și de mecanisme intrinsece de autoreglare.

Fenomenul de convergență. Formația reticulată este o vastă zonă de convergență pentru influxuri nervoase de origine și natură foarte diferite. Din același punct al formației reticulate se pot culege potențiale evocate de stimulări senzitivo-senzoriale, corticale, cerebeloase etc. La un singur neuron din formația reticulată ajung stimuli multimodali din mediul înconjurător (optici, acustici, tactili). Baza anatomică a convergenței impulsurilor senzitivo-senzoriale o constituie colateralele căilor specifice și unele căi directe (spino-reticulare). Convergența este *heterotopă* cînd impulsurile aparțin aceleiași modalități senzoriale, dar provin din zone receptoare diferite (diferite zone ale tegumentului, sunete de frecvență diferită, regiuni diferite ale cîmpului vizual etc.) ; ea este *heteromodală* (heterosenzorială sau plurimodală), cînd impulsurile sînt de modalități senzoriale diferite (somestezice, auditive, vizuale etc.). De exemplu, din

aceeași populație de neuroni reticulari se pot înregistra potențiale evocate de stimularea unei arii întinse a tegumentului și de aplicarea unor stimuli auditivi. Aplicarea simultană sau succesivă (la un anumit interval) a acestor două categorii de stimuli, produce fenomenul de ocluzie fapt ce constituie o dovadă în plus a fenomenului de convergență. Convergența numeroaselor impulsuri spre o singură unitate reticulată, deși foarte bogată, nu este totuși nelimitată. Varietatea convergenței heterotope și heterosenzoriale este foarte mare de la un neuron la altul. Se pare că, pentru fiecare neuron reticular există o anumită configurație de stimuli la care răspunde mai eficace (G. M o r i n, 1971). Indiferent de aspectele particulare, convergența în formația reticulată este un fenomen real și cu implicații funcționale extrem de importante : sumație, facilitare, ocluzie, inhibiție, pierderea specificității răspunsului la ieșire, filtrarea impulsurilor etc.

Sensibilitatea chimică. Neuronii formației reticulate sînt foarte sensibili față de modificarea parametrilor fizico-chimici ai mediului intern (*p*H, O_2, CO_2, echilibrul ionic etc.) și față de acțiunea diferitelor droguri. Aceasta denotă că F.R. joacă un rol activ în cadrul mecanismelor de autoreglare a homeostaziei mediului intern.

Activarea și dezactivarea formației reticulate. Numai activitatea zisă „spontană" a neuronilor reticulari nu este suficientă pentru realizarea funcțiilor specifice ale formației reticulate. Este necesar ca această activitate să fie amplificată și modulată în funcție de nevoile de adaptare ale întregului organism. La baza acestui proces de autoreglare și reglare stau mecanisme cu acțiune antagonică. Pe de o parte, o serie de factori nervoși și umorali activează continuu formația reticulată, iar pe de altă parte, tot factori nervoși și umorali, tind să contracareze o eventuală hiperactivare, sau să moduleze activitatea formației reticulate și chiar s-o deprime. Dintre factorii activatori ai formației reticulate, amintim aferențele senzitivo-senzoriale, aferențele neocorticale, cerebeloase, limbice, acțiunea adrenalinei (în general a catecolaminelor), a dioxidului de carbon în concentrație moderată, a diferiților hormoni etc.

Se știe că activitatea formației reticulate se adaptează activității sistemului vegetativ simpatic. Stimulii nociceptivi, diferite situații de urgență (factori stresanți din mediu) solicită simultan atît formația reticulată, cît și centrii simpatici vasoconstrictori și adrenalinosecretori. M. B o n v a l l e t, P. D e l l și colab. (1967—1969) au arătat că, adrenalina prelungește semnificativ efectul pur neurogen de activare a S.R.A.A. Atît activarea, cît și impactul ei cu structurile țintă (scoarța cerebrală, centrii medulari etc.) sînt controlate de influențe inhibitoare ce tind să reducă, sau să prevină o hiperactivare, care s-ar putea dovedi dăunătoare sau ineficientă sub aspect funcțional și comportamental. Unele mecanisme inhibitoare funcționează după principiul feed-back-ului negativ, iar altele exercită un control direct.

Dintre factorii nervoși și umorali de dezactivare citățm următorii : aferențe corticale inhibitoare, eferențele inhibitoare ale structurilor reticulate ponto-bulbare, influxurile nervoase generate de excitarea baroreceptorilor sinusului carotidian, hipotermia, anoxia, unele substanțe anestezice etc. În dezactivarea produsă de stimularea adecvată a baroreceptorilor sinocarotidieni intervine indirect adrenalina. Adrenalina produce o puternică activare a formației reticulate, dar prin efectele presoare

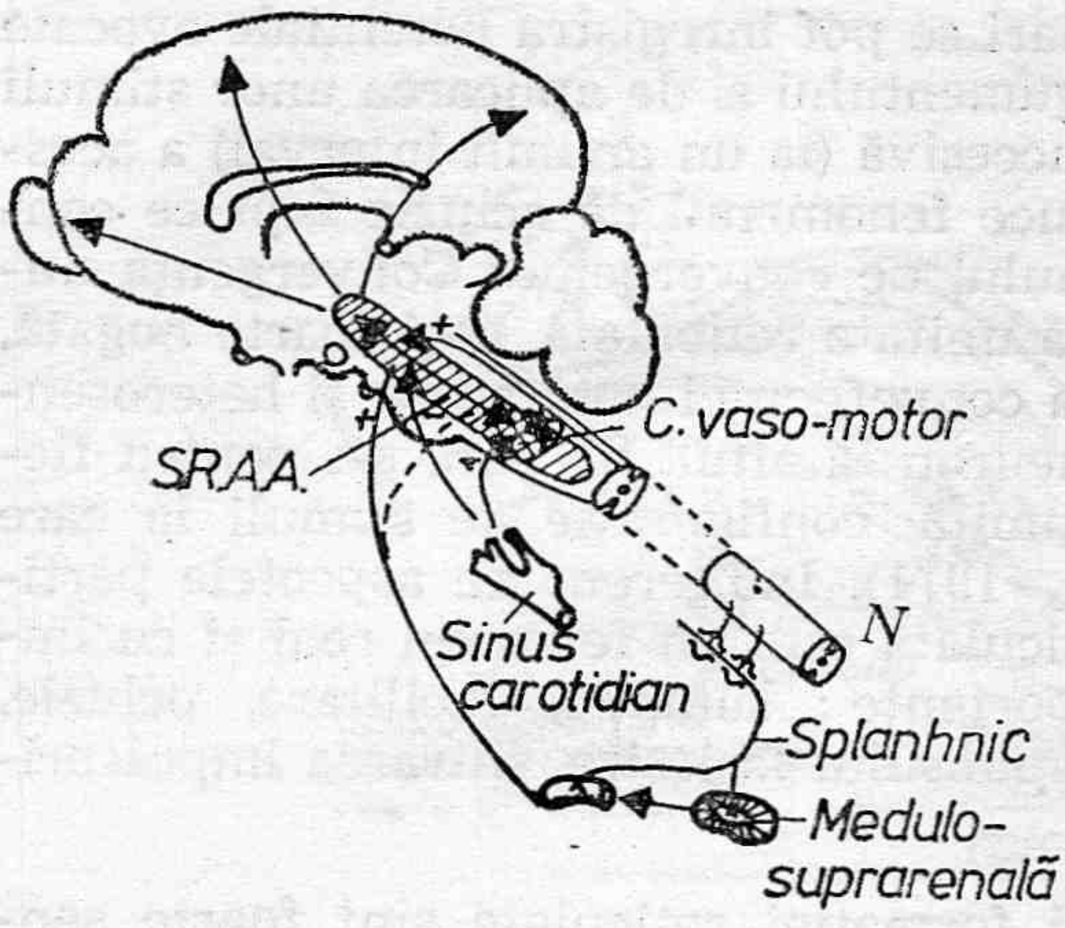


Fig. XII.8. Efectul activator și inhibitor al adrenalinei asupra S.R.A.A. Efectul inhibitor se exercită prin creșterea presiunii arteriale și stimularea baroreceptorilor sinocarotidieni (după B o n v a l l e t și colab., 1954).

și activarea baroreceptorilor sinusului carotidian, contribuie indirect la dezactivarea acesteia (fig. XII.8). Acest dublu efect al adrenalinei ne amintește în mare modul de funcționare al unor mecanisme nervoase de autoreglare în constanță. Fenomenul depășește însă semnificația unei simple autoreglări „în constanță" a presiunii sîngelui și a descărcărilor neuronilor din formația reticulată. Aferențele sinocarotidiene (intensificate de creșterea presiunii sîngelui) produc dezactivarea reticulatei și prin acest mecanism pot induce somnolență (uneori somn), reducerea senzațiilor dezagreabile, antalgie moderată, diminuarea anxietății etc. Manipulări, masaje speciale practicate în zona sinusului carotidian produc somnolentă si somn.

Hipertensiunea arterială este un fenomen „ucigaș" (cauza principală a mortalității prin atac cerebral și infarct coronarian), dar și „benefic", într-un anumit sens. Contradicția nu se rezolvă în mod salutar, mai ales că intervine un proces latent de învățare ce tinde să întrețină stări de hipertensiune. Motivația învățării care stă la baza creșterii tensiunii arteriale, ar constitui-o suspendarea sau atenuarea senzațiilor dezagreabile, a anxietății și disconfortului cotidian (A. D o r o z y n s k i, 1979). Numeroase experiențe efectuate pe animale și om par să confirme această ipoteză interesantă.

3. ROLUL FORMAȚIEI RETICULATE

Principalele conexiuni și funcții ale formației reticulate sînt redate schematic în figura XII.9. Poziția anatomică strategică, convergența aferențelor senzitivo-senzoriale și numeroasele conexiuni și circuite întreținute cu cele mai diferite structuri ale sistemului nervos central, fac ca formația reticulată să intervină și să participe activ la realizarea funcțiilor de bază ale acestuia : reglarea stării de conștiență, reacțiile afectiv-emoționale, reglarea activității motoare și vegetative. În cele ce urmează vom încerca să facem o prezentare succintă a modului în care formația reticulată participă efectiv la realizarea acestor funcții esențiale. Fiindcă intenționăm să începem cu starea de conștiență, considerăm necesar să facem o precizare. Noțiunea de conștiență nu are încă o definiție științifică clară și unanim acceptată. Termenii de conștiență, conștiință, cunoștință, vigilență sînt deseori folosiți ca sinonimi. Din punct de vedere

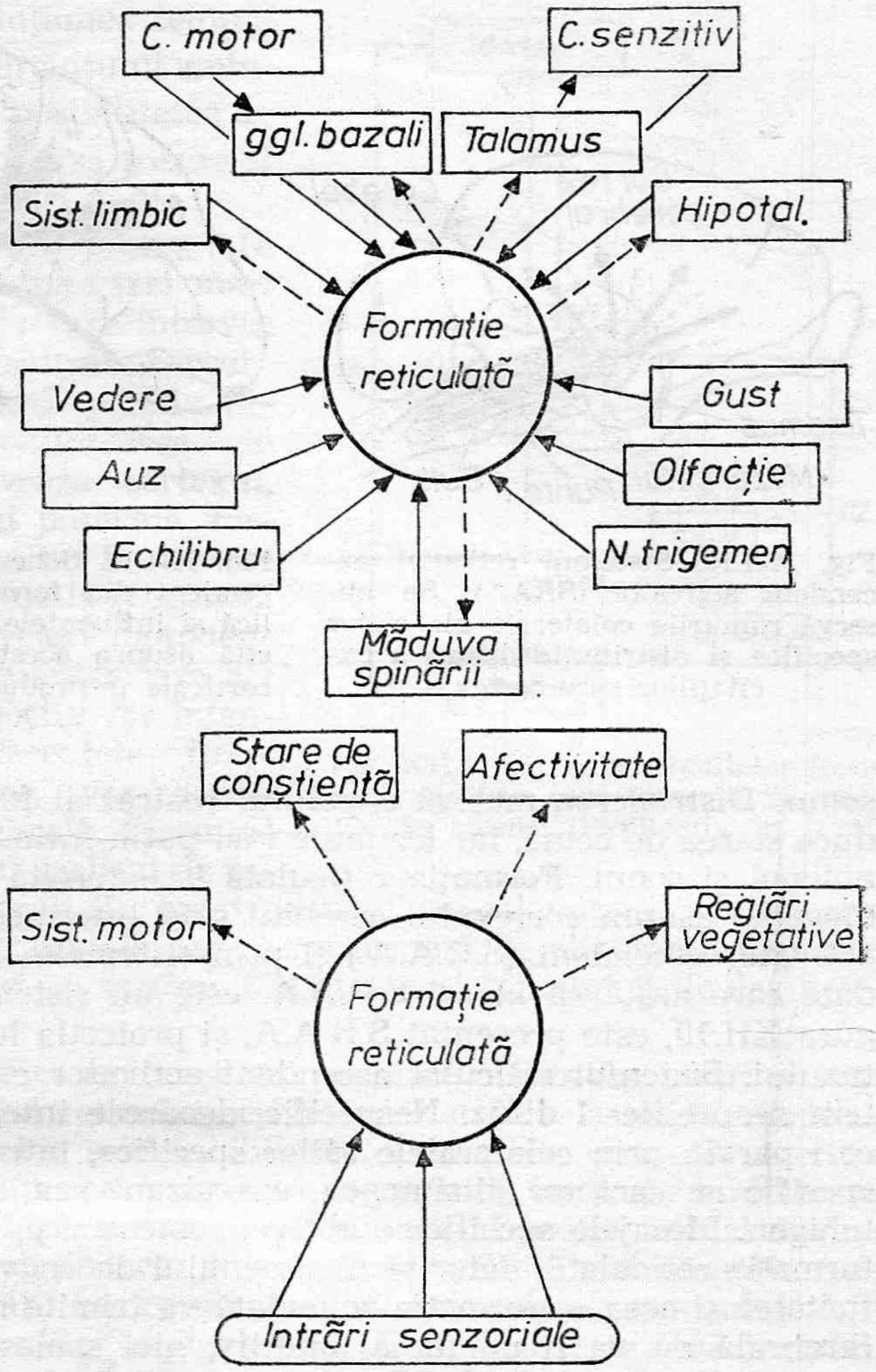


Fig. XII.9. Schema generală a conexiunilor formației reticulate și a funcțiilor sale mai importante (după M. Zimmermann, 1978).

filozofic, există o definiție clară : *conștiința* este considerată ca o reflectare subiectivă a lumii obiective, fiind produsul materiei superior organizate, respectiv a creierului uman și totodată produsul social-istoric al muncii care l-a creat pe om.

Pentru neurologi și neurofiziologi, sfera noțiunii de conștiență este mult mai restrînsă decît pentru filozofi și chiar decît pentru psihologi și psihiatrii. Neurofiziologii au în vedere, treptele cele mai de jos ale stării de conștiență și bazele lor neurofiziologice : starea de veghe, reacția de orientare, recepția mesajelor și formarea legăturilor temporare.

Starea de veghe. Veghea este condiția elementară și indispensabilă a stării de conștiență. Ea reprezintă fundalul pe care se proiectează imaginile lumii externe și ale eu-lui corporal și psihic.

Numeroase experiențe de stimulare, distrugere, sau de secționare a sistemului nervos la anumite niveluri (v. fig. XII.1), au demonstrat în mod convingător că, sistemul reticulat activator joacă un rol esențial în reacțiile de trezire și în menținerea stării de veghe. Stimularea electrică a F.R. mezencefalice la un animal care doarme provoacă trezirea din

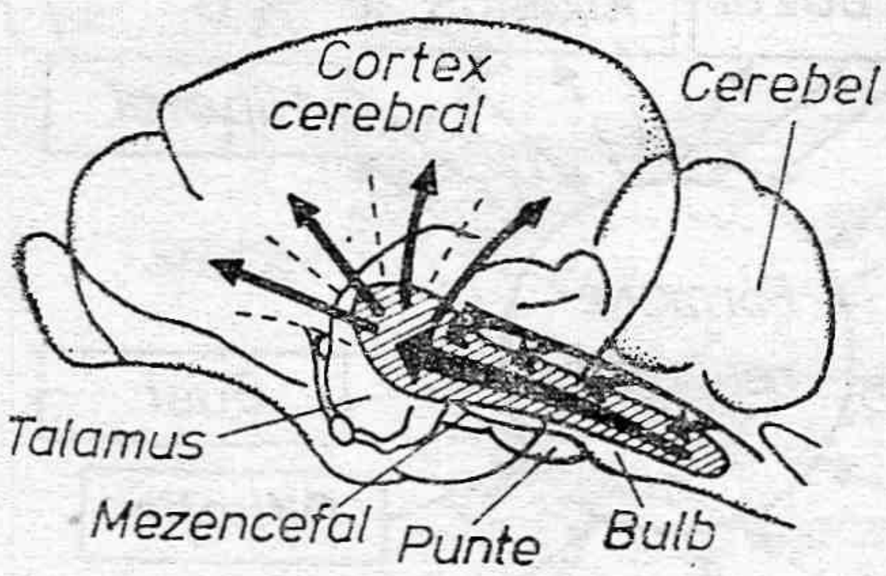


Fig. XII.10. Sistemul reticulat ascendent activator (SRAA). Se observă ramurile colaterale ale căilor specifice și distribuția difuză a excitațiilor spre cortex.

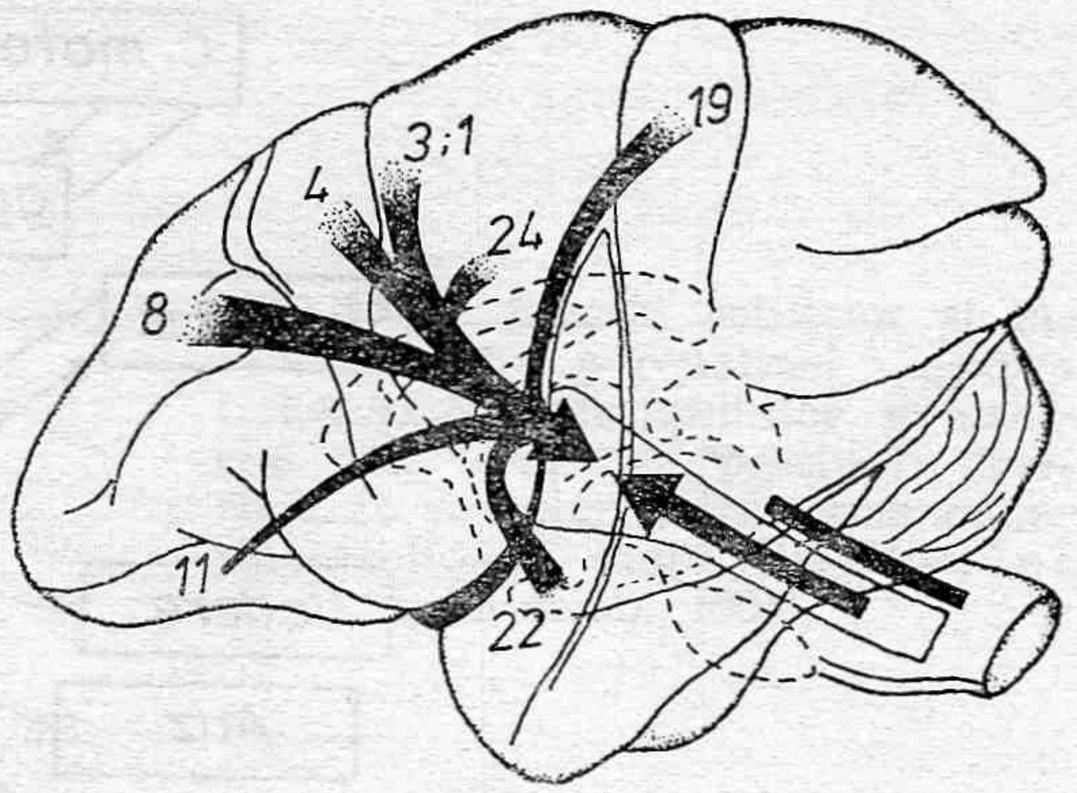


Fig. XII.11. Schema sistemului activator ascendent din formația reticulată mezencefalică și influențele corticofugale care se exercită asupra acestuia. Cifrele indică ariile corticale (reprodus după A. Kreindler și V. Apostol, 1976).

somn. Distrugerea masivă a polului rostral al formației reticulate produce starea de comă, iar leziunile mai puțin întinse produc akinezie, somnolență și somn. Formația reticulată își exercită funcția tonigenă (dinamogenă) asupra cortexului cerebral prin intermediul sistemului reticulat activator ascendent (S.R.A.A.) și prin sistemele catecolaminergice (există date care arată că însuși S.R.A.A. este un sistem noradrenergic). În figura XII.10, este prezentat S.R.A.A. și proiecția lui difuză asupra neocortexului. Sistemul reticulat ascendent activator este considerat drept sistem nespecific și difuz. Nespecific, deoarece integrează diferitele mesaje ce-i parvin prin colateralele căilor specifice, într-un mesaj global, și nespecific cu caracter dinamogen, energizant sau, cum i se mai spune — tonigen. Mesajele specifice auditive, somestezice, vizuale, odată ajunse în formația reticulată, datorită fenomenului de convergență, își pierd specificitatea și ceea ce formația reticulată va trimite mai departe spre scoarța cerebrală nu va fi un mesaj auditiv, nici somestezic, nici vizual, ci un mesaj integral nespecific. După cum se poate remarca din figurile XII.4, XII.8, XII.10, distribuția acestui mesaj la nivelul scoarței cerebrale se face în mod difuz (spre deosebire de mesajele căilor specifice care se proiectează în arii corticale net delimitate).

Pentru a trimite stimuli dinamogeni spre scoarța cerebrală, formația reticulată activatoare trebuie, la rîndul ei, să fie activată. Activarea, am văzut, este asigurată de o serie de factori de origine nervoasă și umorală. Alte structuri ca : hipotalamusul, subtalamusul, talamusul și formațiuni ale sistemului limbic, pot întări acțiunea „vigilă“ a formației reticulate (G. Morin, 1971). Nu sînt de neglijat nici mesajele transmise neocortexului prin căile senzoriale specifice.

În cadrul mecanismelor dinamogene, un loc aparte îl deține circuitul cortico-reticulo-cortical. În figura XII.11 sînt redate schematic influențele corticale activatoare — segment esențial al acestui circuit. În general, toate ariile corticale au capacitatea de „trezire“, însă unele sînt mai eficace decît altele : aria oculo-motoare frontală, zona de proiecție a feței din cortexul senzori-motor, zona de proiecție a aferențelor trigeminale,

girus cinguli, circumvoluțiunea temporală superioară. Grație circuitului amintit scoarța cerebrală are posibilitatea de a interveni activ în propria sa trezire și în menținerea propriei stări vigile.

Cum se realizează acest proces ? În figura XII.12 sînt prezentate trei mari circuite feed-back pozitiv care intervin în procesul de trezire corticală. Circuitul I exprimă feed-back-ul pozitiv reticulo-cortico-reticular : intrarea în funcție a S.R.A.A. activează cortexul, iar acesta activează mai puternic formația reticulată. În circuitul II este redat feed-back-ul pozitiv de la receptorii fuzoriali : S.R.F.D. activează motoneuronii gama din coarnele anterioare ale măduvei spinării, iar aceștia vor intensifica descărcarea în aferențele fuzoriale, care, la rîndul lor, vor activa S.R.A.A. și scoarța cerebrală. Circuitul III exprimă feed-back-ul realizat de intervenția factorilor umorali (în cazul nostru, catecolaminele) : activarea FR și a sistemului vegetativ simpatic este urmată de eliberarea de catecolamine care vor întări și susține activitatea sistemului reticulat activator.

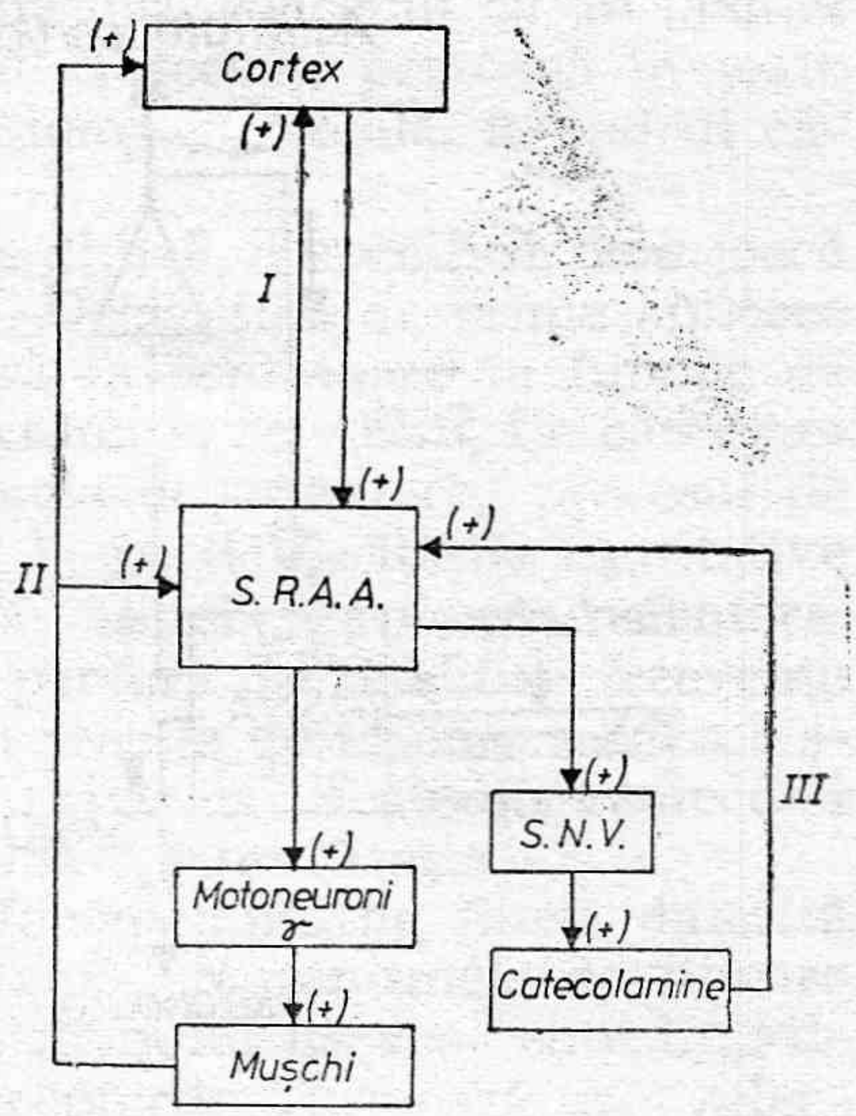


Fig. XII.12. Schema circuitelor feed-back pozitive care intervin în reacția de trezire (Explicația în text).

Cortexul cerebral are capacitatea nu numai de a stimula, întări și susține activitatea sistemului reticulat activator, ci și de a-l atenua, modera, frîna, datorită influențelor sale inhibitoare. Depășirea unui nivel critic de activare corticală, antrenează automat mecanisme corticale inhibitoare ce tind să contracareze hiperactivarea. Feed-back-ul pozitiv inițial devine feed-back negativ cu funcționare „în constanță". Echilibrul dinamic realizat stă la baza activității tonice de fond — expresie a repausului vigil relaxat (în absența stimulilor perturbatori). Echilibrul este însă instabil, fragil și, deci, ușor de deviat într-un sens sau altul. Acțiunea unor stimuli senzoriali, mai ales cei nociceptivi, sau a stimulilor slabi ca intensitate fizică dar puternici sub aspectul semnificației biologice (stimuli cu încărcătură emoțională deosebită, stimuli condiționați) produc hiperactivare reticulată și corticală. Invers, diminuarea excitațiilor senzoriale, apariția proceselor de oboseală sinaptică, monotonia excitațiilor moderate, produc dezactivarea formației reticulate și a cortexului cerebral (starea de somnolență și somn).

În limite fiziologice determinate, perturbările pot fi compensate prin punerea în funcțiune a servomecanismului ilustrat în figura XII.13.

Reacția de orientare și fenomenul de habituare. Reacția de orientare este o reacție generală și nespecifică la acțiunea stimulilor noi sau neobișnuiți din mediu. Dacă stimulul care produce reacția de orientare se repetă de mai multe ori și, prin aceasta se dovedește a fi lipsit de semnificație, reacția se stinge treptat și dispare. Dispariția reacției de orientare la acțiunea repetată a unui stimul poartă numele de *obișnuință* sau *habituare*. Formația reticulată este implicată în apariția și desfășurarea

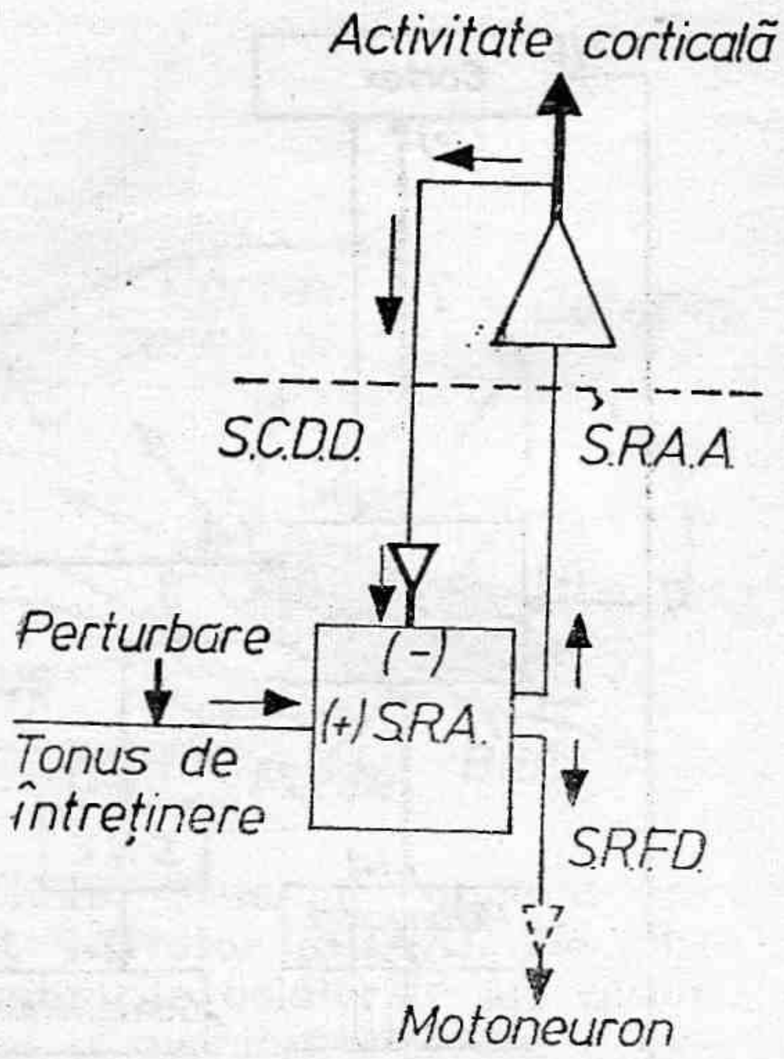


Fig. XII.13. Circuitul de aservire reticulo-cortico-reticular (după A. Hugelin și M. Bonvallet, 1957):
S.R.A. — sistemul reticulat activator; S.R.A.A. — sist. reticulat ascedent activator; S.C.D.D. — sistemul cortical dezactivator descendent; S.R.F.D. — sistemul reticulat facilitator descendent.

ambelor fenomene. În reacția de orientare, formația reticulată este responsabilă de hiperactivarea difuză a cortexului cerebral (desincronizarea generală a activității bioelectrice corticale), de creșterea tonusului muscular (în special, prin activarea motoneuronilor gama), de apariția unor modificări vegetative etc. Reacția de orientare este, în fond, o stare de „alertă", în care sînt antrenate toate funcțiile organismului. Am putea spune că este un stres fiziologic, în timpul căruia sînt mobilizate toate resursele energetice și funcționale pentru a se face față unei situații de „urgență" (neașteptată, neprevăzută, incertă). Într-o asemenea situație, circuitul reticulo-cortico-reticular funcționează după principiul feedback-ului pozitiv.

Habituarea, presupune intervenția unui proces de inhibiție. În ce privește participarea formației reticulate în acest proces, problema a fost mult controversată. Conform unei ipoteze (R. Hernandez-Péon și colab., 1956), formația reticulată intervine în fenomenul de obișnuință prin blocarea transmiterii mesajelor la nivelul primei sinapse a căilor aferente specifice. Alți autori neagă rolul formației reticulate în procesul de habituare, punînd accentul pe rolul jucat de neocortex. Admiterea unui control cortical în procesul obișnuirii nu exclude însă posibilitatea antrenării formației reticulate în acest proces.

Veghea atentivă și recepția mesajelor. Între veghea difuză, reacția de orientare, obișnuință și atenție, există o foarte strînsă legătură. Întreținerea tonică a stării de veghe prin impulsurile nervoase generate de către sistemul activator din mezencefal și diencefal, reprezintă condiția fundamentală a atenției. Nu putem vorbi despre atenție decît de la un anumit grad de activare corticală. Orice orientare activă presupune obligatoriu un contact vigil al animalului cu mediul său înconjurător. Abia de aici încolo urmează focalizarea atenției, selecția și discriminarea mesajelor. Pentru producerea atenției este însă necesar un anumit nivel optim de activare corticală. Hipovigilitatea (somnolența) îngreunează concentrarea atenției. La un nivel scăzut de activare cerebrală, individul se comportă ca un neatent sau ușor distrat. Pe de altă parte, o activare cerebrală în „exces" produce confuzie, lipsă de control, anxietate și dezorganizarea

comportamentului. Nivelul optim nu trebuie însă conceput ca un „punct fix" și nici identic la toate persoanele sau la aceeași persoană în toate momentele, ci mai degrabă ca o „zonă" fiziologică mobilă, în cadrul căreia se realizează procesul atentiv.

Reacția de orientare presupune o atenție difuză, nespecifică, care joacă un rol esențial în geneza atenției selective. Declanșată de prima aplicare a stimulului, reacția de orientare evoluează în continuare în funcție de semnificația ulterioară a acestuia, fie către atenția selectivă, fie către neatenție (obișnuire). Spre deosebire de reacția de orientare, procesul de habituare este specific. El se referă strict la particularitățile cantitative și calitative ale stimulului care a declanșat inițial reacția de orientare. Dacă aceste particularități se modifică pe parcurs (se modifică frecvența sau intensitatea stimulului), apare din nou reacția de orientare (dezobișnuirea). Fenomenul de obișnuință poate fi privit ca „neatenție" selectivă elaborată treptat prin repetarea unui stimul fără semnificație.

Atenția selectivă presupune existența fenomenului de filtru, datorită căruia creierul selectează informația relevantă. Mecanismele de filtrare a mesajelor intervin la diferite etaje ale sistemului nervos central. „Filtrajul" periferic se realizează la nivelul receptorilor, urmează apoi selecția la nivelul structurilor subcorticale, în care formația reticulată joacă un rol esențial și, în sfîrșit, selecția corticală care le integrează pe celelalte. Cînd sîntem atenți la ceva, creierul înregistrează conștient numai mesajele corespunzătoare obiectului care fixează atenția, celelalte sînt inhibate sau diminuate. Acest control al aferențelor se realizează prin mecanisme de facilitare și inhibiție atît la nivelul căilor senzoriale specifice (la nivelul nucleilor de releu), cît și al celor nespecifice (formația reticulată). În ce privește originea acestor influențe, ele provin esențialmente din cortexul cerebral, dar și din formația reticulată a trunchiului cerebral (fig. XII.14). Pentru atenția voluntară s-a sugerat ca mecanism de activare participarea circuitului cortico-reticulo-cortical (fig. XII.15), în timp ce pentru atenția involuntară se pare că ar fi suficiente structurile subcorticale (R. Hernandez-Péon, 1969).

Reacțiile afectiv-emotive. Poziția anatomică strategică, relația strînsă cu structurile limbico-diencefalice și cu cortexul cerebral (v. fig. XII. 15 ; fig. XII.16), prezența sistemelor monoaminergice și efectele de stimulare, toate pledează pentru participarea formației reticulate în mecanismele de apariție a reacțiilor afectiv-emotive. Problema se pune, în ce mod și prin ce mecanisme intervine formația reticulată în aceste mecanisme ? Dacă intervenția se reduce la simpla activare a structurilor direct implicate în integrarea funcțiilor afectiv-emotive (hipotalamusul, talamusul, sistemul limbic, cortexul prefrontal), problema nu prezintă decît un interes minor. Dat fiind rolul activator al formației reticulate, apare de la sine înțeles că ea trebuie să intervină în mod indirect în desfășurarea reacțiilor afectiv-emotive. De altfel, unii autori sînt de părere că F.R. este neutră și pasivă sub raportul participării în mecanismele vieții afectiv-emotive și că este doar antrenată în aceste mecanisme de structurile limbice, hipotalamice și neocorticale (Cardo, 1961). Totuși, o serie de date experimentale par să infirme acest punct de vedere.

J. Olds și P. Milner (1954), au inițiat o serie de experiențe prin care s-a reușit să se demonstreze relația dintre trăirea subiectivă a emoției și substratul său neurofiziologic. Experiențele au fost efectuate inițial pe șobolani, însă mai tîrziu ele au fost efectuate pe mamifere superioare

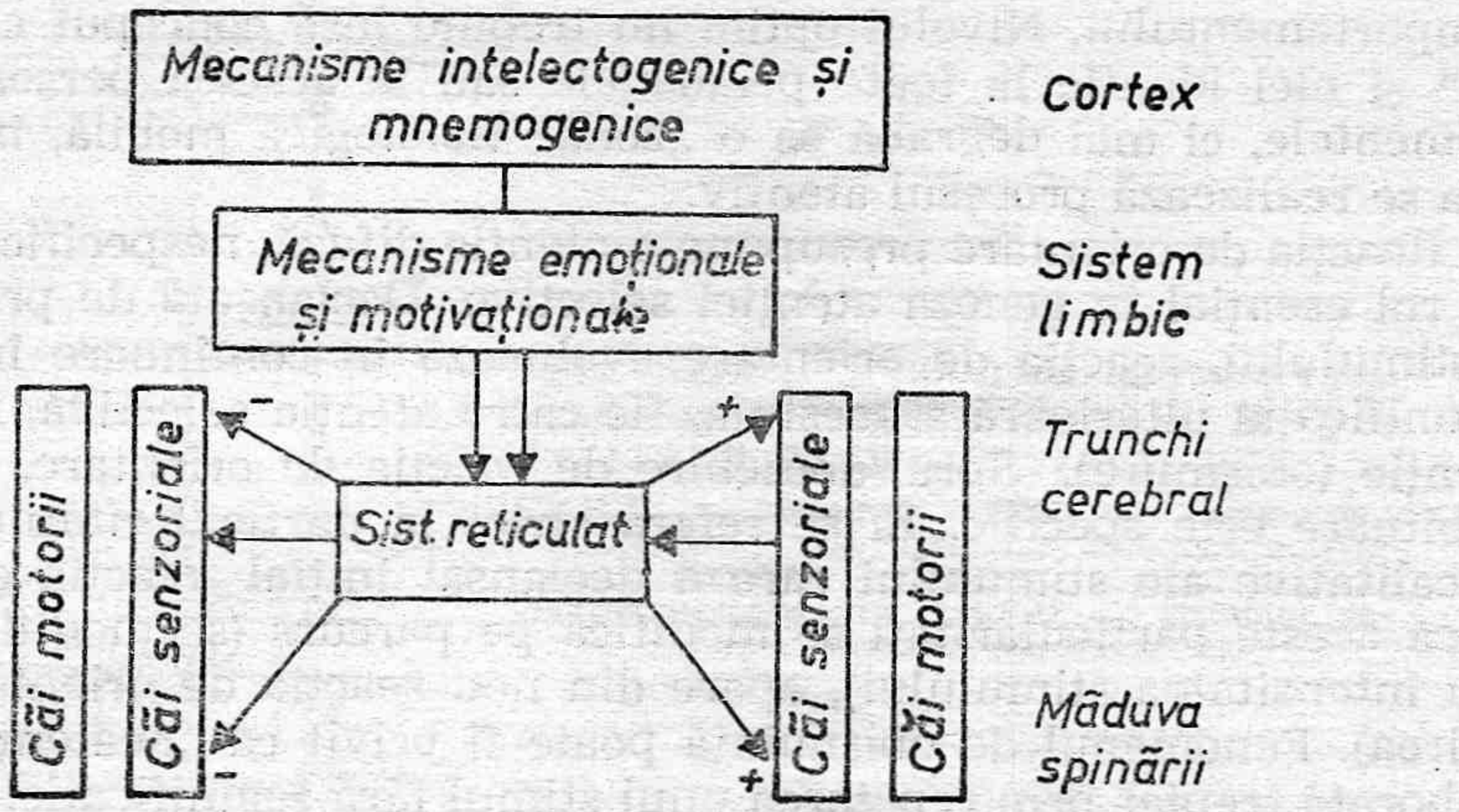


Fig. XII.14. Rolul formației reticulate în selecția mesajelor. Influențele facilitatoare și inhibitoare sînt marcate prin semnele plus și minus (după R. Hernandez-Péon, 1969).

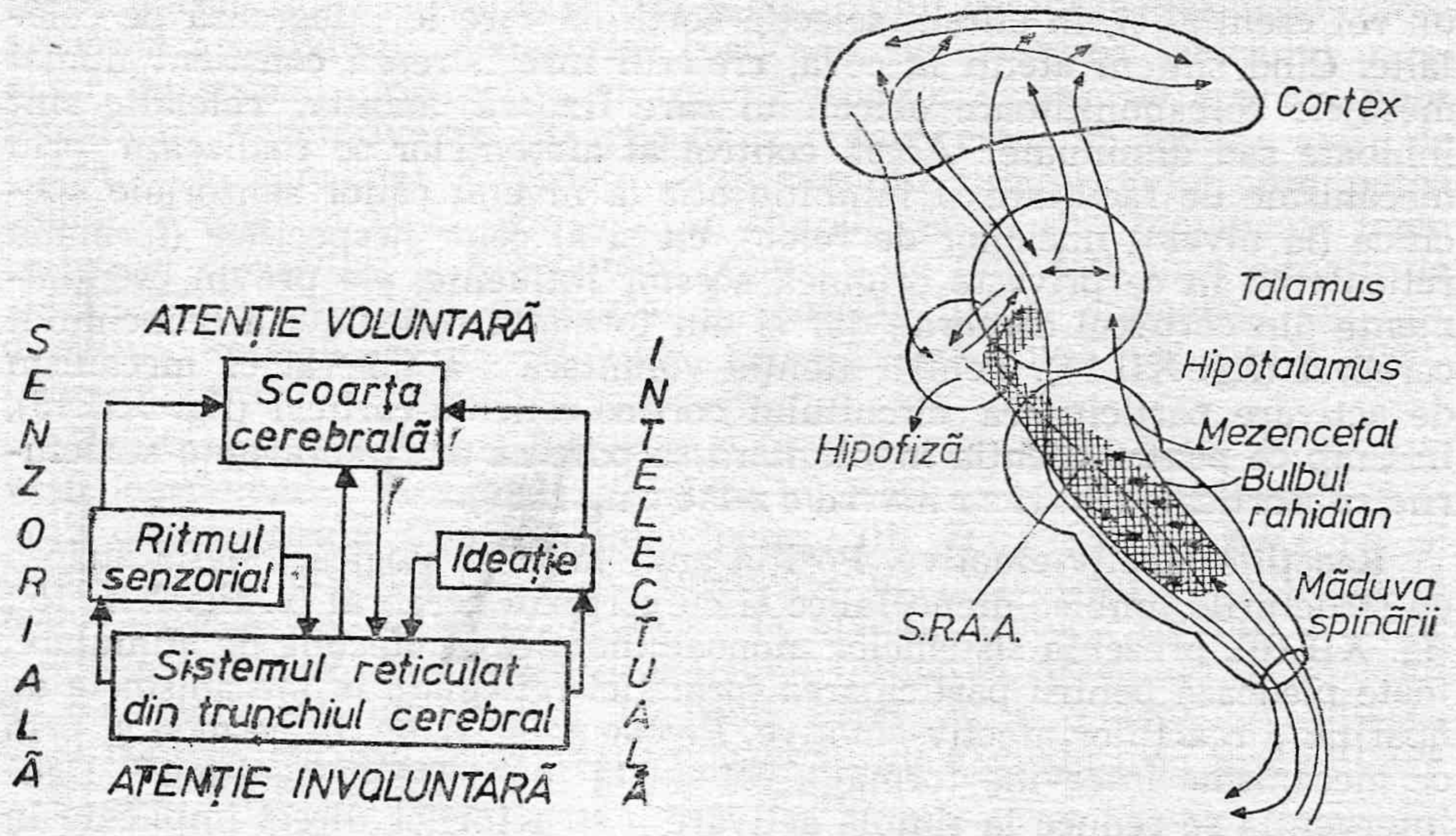


Fig. XII.16. Participarea structurilor nervoase centrale și căile care probabil intervin în comportamentul emoțional (după D. B. Lindsley, 1951).

Fig. XII.15. Participarea structurilor corticale și subcorticale în timpul atenției voluntare și involuntare (după R. Hernandez-Péon, 1969).

și chiar pe om (în scopuri terapeutice). Șobolani echipați cu electrozi implantați cronic în diferite regiuni ale creierului, au fost plasați în cuști prevăzute cu un dispozitiv de autostimulare ; dacă animalul apăsa întîmplător pe o pedală, se închidea un circuit electric ce excita „punctul cerebral" în care era plasat electrodul corespunzător. S-a observat că, în funcție de locul unde era implantat electrodul, șobolanul, fie că se excita în mod repetat, fie că refuza s-o facă după prima încercare. „Punctele" cerebrale în care animalul prefera să se autoexcite (o făcea de cîteva sute

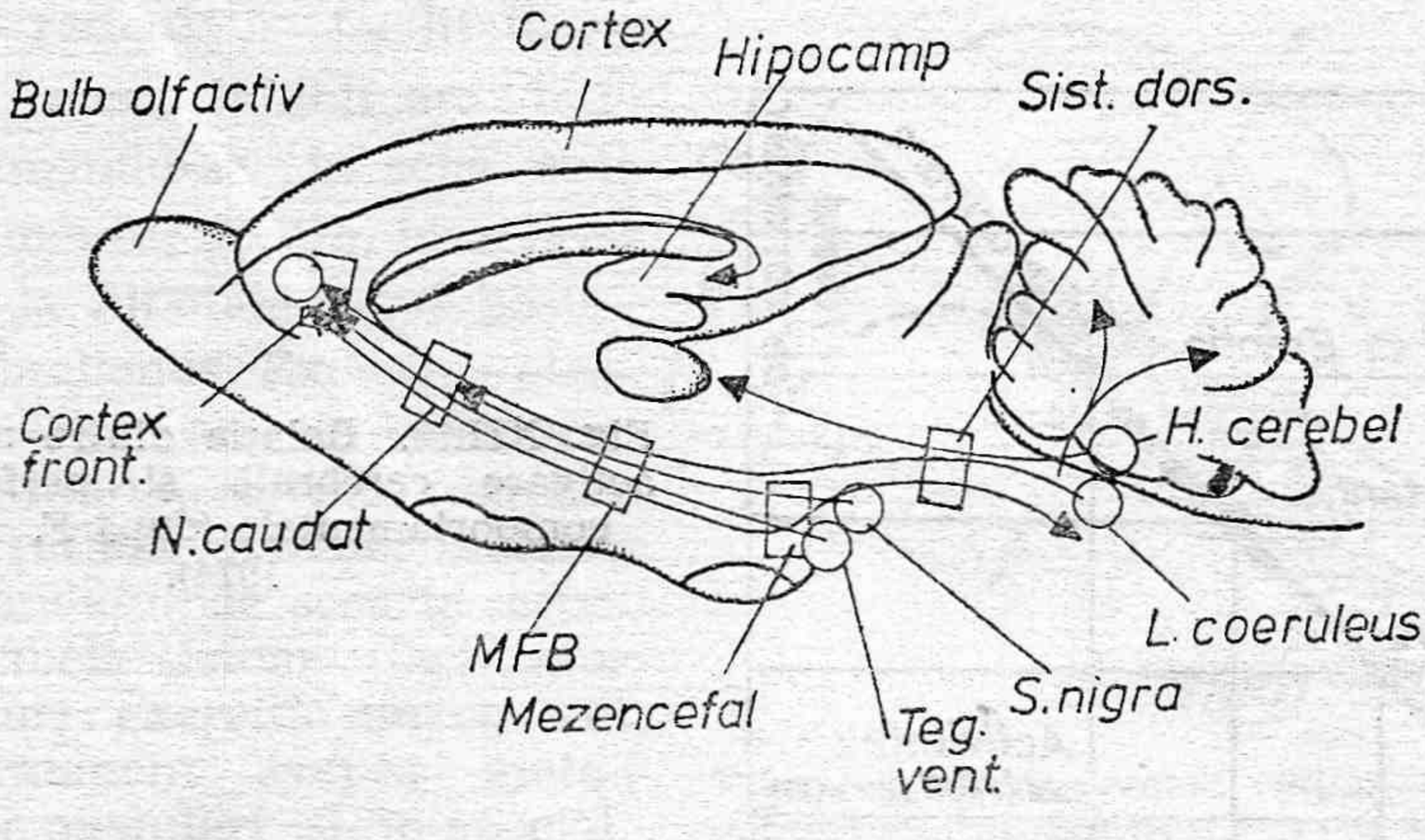


Fig. XII.17. „Puncte pozitive" în creierul de șobolan. Cercurile indică locul de origine a căilor ascendente catecolaminergice. Dreptunghiurile indică locurile de unde se poate obține autostimularea (după A. Routtenberg, 1978).

și chiar mii de ori pe oră) au fost numite „puncte pozitive", sau de „plăcere" (satisfacție), sau „de recompensă", iar cele în care autoexcitarea era „refuzată" au fost numite „puncte negative", de „pedeapsă" sau de „disconfort".

Numeroase „puncte pozitive" (acestea predomină față de cele negative) au fost puse în evidență în : hipotalamus, sistemul limbic, nucleul caudat, talamus etc. Cele mai intense efecte pozitive s-au obținut prin implantarea electrozilor în nucleul interpeduncular al mezencefalului, experiență în care șobolanul ajunge să se autostimuleze chiar și de 5 000 de ori pe oră. Ulterior s-a demonstrat că autostimulări se pot înregistra și prin plasarea electrozilor în regiunea tegmentului pontin dorsal, în regiunea anterioară a bulbului rahidian, în tegmentul mezencefalic și chiar în cerebel (fig. XII.17). C. W. Malsbury și A. Routtenberg, (1969) au arătat că, în acest gen de reacții (plăcere, satisfacție, recompensă sînt implicate sistemele catecolaminergice. Drogurile care activează aceste sisteme facilitează autostimularea, în timp ce blocarea sistemelor catecolaminergice o diminuează sau inhibă.

Formarea legăturilor temporare. Orice proces de învățare necesită un anumit grad de activare cerebrală. Relația dintre gradul de activare cerebrală și performanțele comportamentale este redată grafic în figura XII.18. Observăm că pentru realizarea unor performanțe maxime este nevoie de un nivel optim de activare ; sub sau peste acest optim, performanțele comportamentale apar diminuate. Situația este asemănătoare cu relația dintre gradul general de activare corticală și capacitatea de concentrare a atenției.

Experiențele de stimulare electrică a formației reticulate mezencefalice au dovedit că stimularea de o anumită intensitate facilitează elaborarea reflexelor condiționate. Mai mult, stimularea electrică a formației reticulate mezencefalice după efectuarea unui test comportamental, facilitează consolidarea mnezică (procesul de memorare). În ce privește participarea nemijlocită a formației reticulate la formarea legăturilor temporare (închiderea conexiunilor temporare la nivelul F.R.), problema a

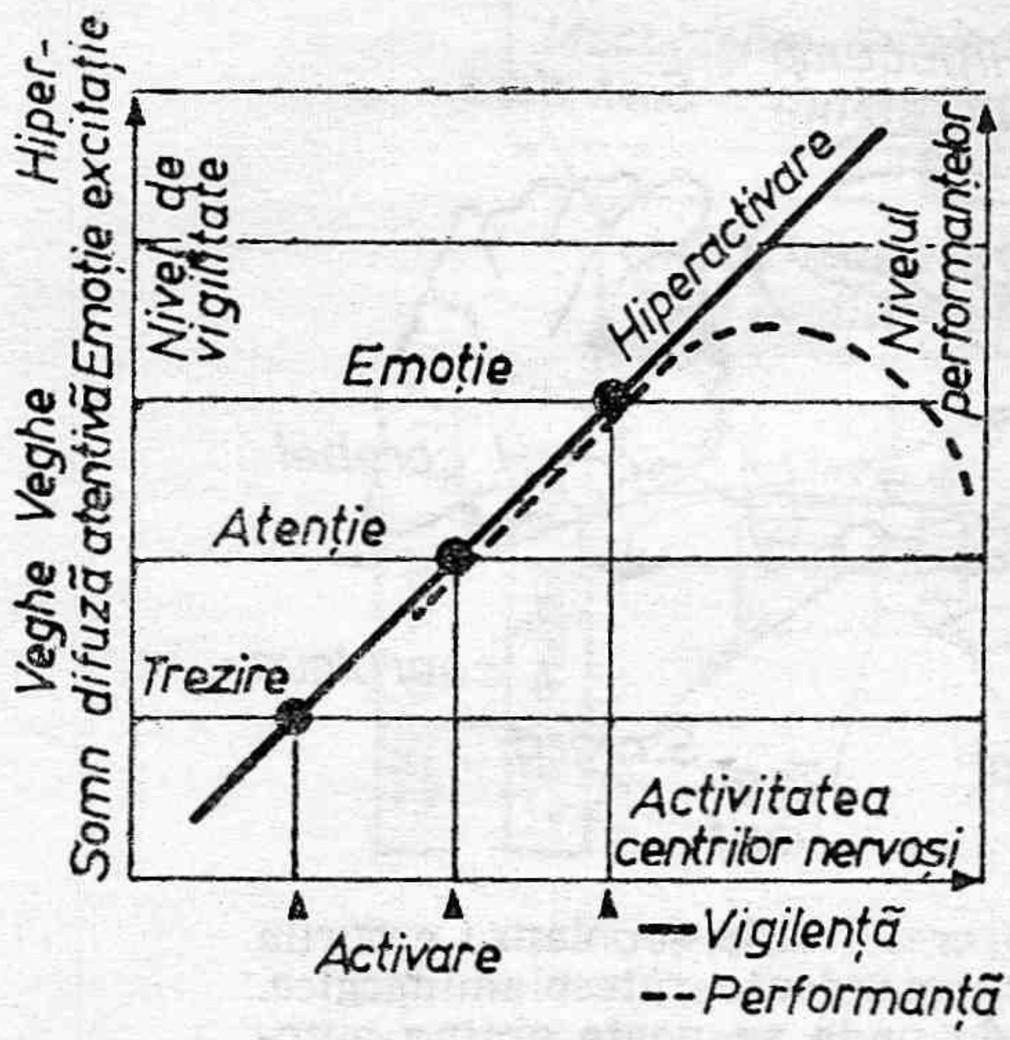


Fig. XII.18. Relația dintre nivelul de activare cerebrală și performanțele comportamentale (după F. L i l l e, 1974).

fost și este încă controversată. H. G a s t a u t și colab. au încercat să demonstreze electrofiziologic că prima legătură temporară în elaborarea reflexului condiționat se face la nivelul formației reticulate talamice și că formația reticulată mezencefalică joacă un rol important în acest proces. Astăzi, nimeni nu mai exclude posibilitatea închiderii unor legături temporare la nivelul structurilor subcorticale (a fost demonstrată posibilitatea elaborării unor reflexe condiționate rudimentare la animalele decorticate). După părerea lui G. M o r i n (1971), formația reticulată dispune de toate elementele necesare închiderii legăturilor temporare : constituie o vastă zonă de convergență pentru aferențele senzitivo-senzoriale, poate constitui originea unor căi efectoare motoare. Totuși, chiar dacă anumite reflexe condiționate se pot elabora la animale superioare private de neocortex (deși posibilitatea ablației totale a neocortexului este discutabilă), reflexele condiționate înalt discriminative și adaptative reclamă obligatoriu prezența scoarței cerebrale.

Controlul motricității somatice și al reacțiilor vegetative. Formația reticulată își exercită influențele nu numai în sens ascendent (spre scoarța cerebrală), ci și în sens descendent — spre motoneuronii medulari (fig. XII.4, XII.9, XII.12) și asupra funcțiilor vegetative.

Controlul motoneuronilor medulari este efectuat prin fasciculele reticulo-spinale din cordonul anterior și lateral al măduvei spinării. Influențele exercitate sînt facilitatoare și inhibitoare (în mod normal predomină influențele facilitatoare). Regiunile din care se pot obține, prin stimulare electrică, efecte facilitatoare și inhibitoare nu sînt strict delimitate anatomic ; unul sau altul din aceste efecte putînd fi obținute din puncte foarte apropiate. Totuși, zona din care se pot obține mai frecvent efecte inhibitoare se găsește situată în treimea medială a formației reticulate bulbare. Stimularea electrică în această zonă suprimă mișcările spontane și răspunsurile reflexe provocate de stimulări corticale dar inhibă și reflexele tendinoase. Această zonă inhibitoare primește aferențe de la scoarța cerebrală și de la lobul anterior al cerebelului (fig. XII.19).

Zona reticulată facilitatoare înconjură zona inhibitoare bulbară, întinzîndu-se în sens oral spre tegumentul pontin, mezencefal, pînă la hipotalamusul posterior și subtalamus. Excitarea electrică a acestei arii întinse provoacă facilitarea tuturor categoriilor de reflexe spinale, inclusiv cele comandate de scoarța cerebrală. Ambele sisteme (facilitator și inhibitor) exercită un control tonic permanent asupra motoneuronilor medulari și, în special, asupra motoneuronilor gama. Datorită cunoașterii acestor mecanisme de control se poate da astăzi o interpretare fiziologică mai adecvată a clasicului fenomen de rigiditate de decerebrare (secțiune subrubrară ; v. fig. XII.19).

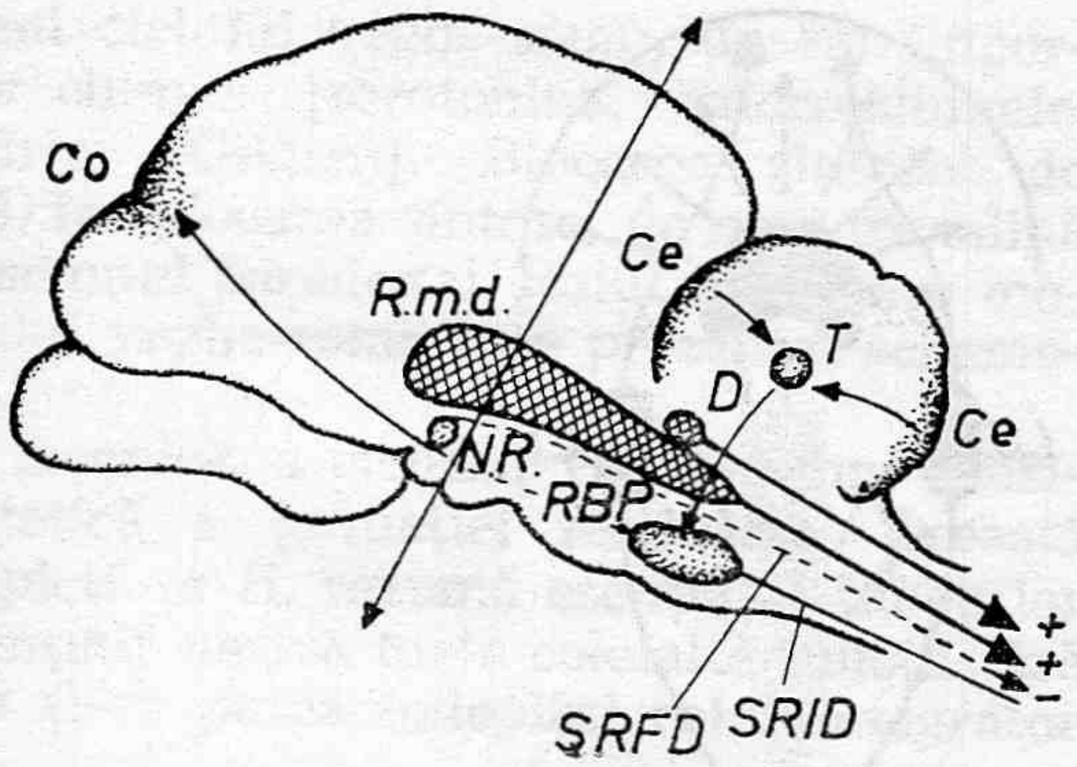


Fig. XII.19. Sistemele reticulate descendente facilitatoare (S.R.F.D.) și inhibitoare (S.R.I.D) :

Arii corticale *(Co)* și cerebeloase *(Ce)* inhibitoare. *R.B.P* — structuri reticulare bulbo-pontine inhibitoare ; *T* — nucleul acoperișului (fastigial) ; *R.m.d.* — formația reticulată mezodiencefalică facilitatoare ; *N.R.* — nucleul roșu ; D — nucleul vestibular Deiters. Semnele + și — indică influențele facilitatoare și inhibitoare. Săgeata indică secțiunea subrubrară.

Stimularea electrică a formației reticulate provoacă numeroase modificări în sfera reacțiilor vegetative (circulatorii, respiratorii, digestive etc.), fără a mai aminti pe cele produse de stimularea hipotalamusului caudal și lateral cu care formația reticulată este în strînsă legătură. Influențele sale se exercită prin intermediul căilor de proiecție ale hipotalamusului posterior și lateral, și prin fibrele reticulo-spinale (G. M o r i n, 1971).

Rol în mecanismele somnului. În apariția și desfășurarea somnului natural participă numeroase structuri cerebrale. În cadrul acestor structuri, ca și în cazul stării de veghe, formația reticulată joacă un rol esențial. Dacă activitatea S.R.A.A. este esențială pentru starea de veghe, atunci somnul ar putea fi interpretat ca rezultat al dezactivării acestui sistem. Diminuarea activității sistemului reticulat activator, în urma scăderii debitului de informații periferice, sau datorită oboselii sinaptice, a fost multă vreme considerată cauză principală a somnului (teoria somnului pasiv). Într-adevăr, liniștea absolută, obscuritatea totală, relaxarea musculară, pot induce de multe ori o stare de somnolență și somn. Acest mecanism pasiv poate interveni accidental ca fază preparatoare, dar nu poate fi considerat ca mecanism esențial al somnului. În interiorul sistemului nervos central s-au descoperit structuri și mecanisme neurochimice care intervin *activ* în apariția și desfășurarea somnului. Asemenea structuri și mecanisme au fost semnalate și în interiorul formației reticulate ; la nivel bulbar, îndeosebi la nivelul fasciculului solitar și mai ales la nivelul punții în zonele mediale și posterioare, constituind în special *sistemul rafeului.* Acțiunea hipnogenă a acestor structuri bulbopontine se exercită fie direct, inhibînd sistemul reticulat ascendent activator, fie indirect, contracarînd influențele vigilizante excitatorii ale S.R.A.A. la un nivel mai înalt, antrenînd în aceste acțiuni și alte structuri hipnogene. În acest proces mai participă și alte structuri sincronizatoare : structuri talamice, cortexul cerebral și structuri limbice și hipotalamice. Somnul indus de acțiunea acestor structuri este profund, reconfortant, iar din punct de

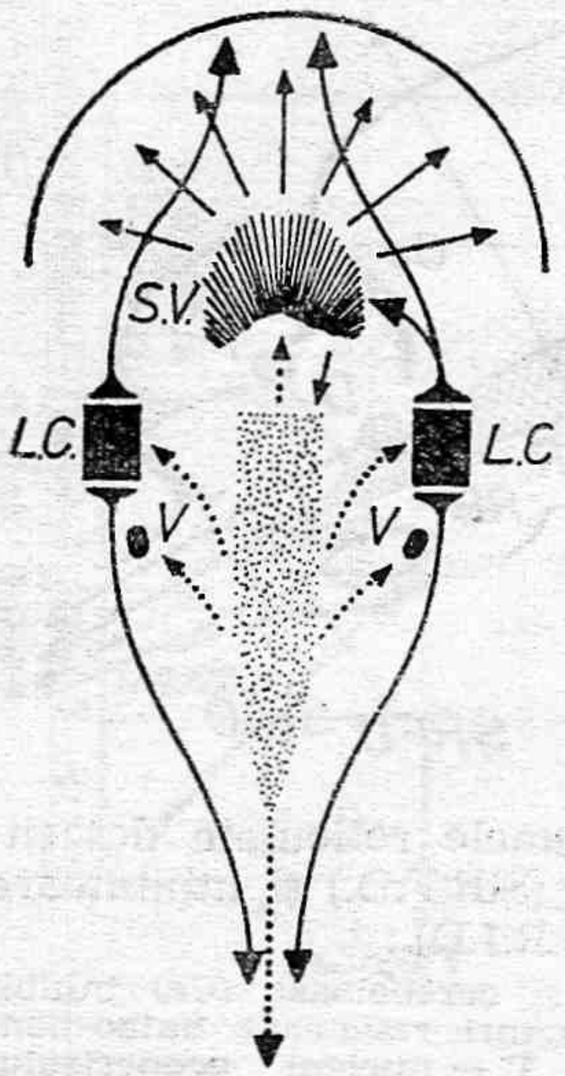


Fig. XII.20. Reprezentare schematică a structurilor responsabile de producerea celor două stări de somn :

Zona punctată reprezintă sistemul rafeului ; *zona în negru* — locus coeruleus *(L.C.)* ; *zona marcată cu linii oblice* — reprezintă sistemul de veghe *(S.V.)*; *V* — nucleii vestibulari, responsabili de mișcările oculare (după P o p o v i c i u, 1978).

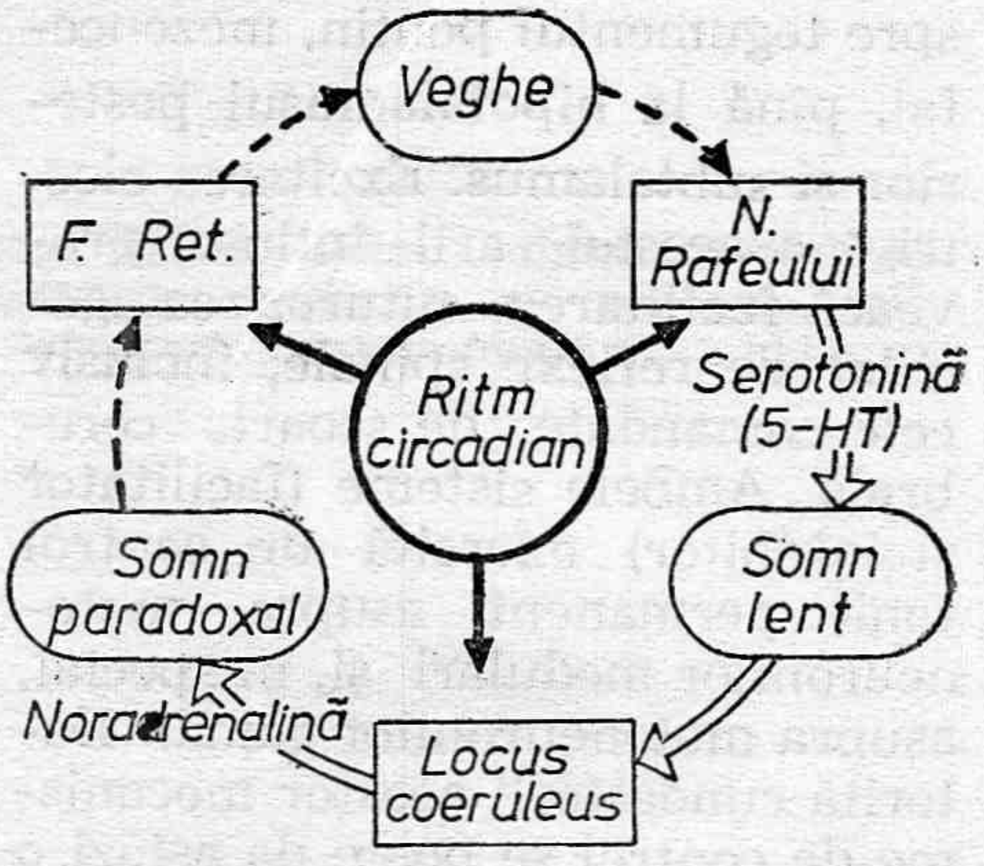


Fig. XII.21. Ciclul veghe-somn. Intervenția structurilor monoaminergice (după R. F. S c h m i d t, 1978).

vedere bioelectric se caracterizează prin prezența undelor lente și a așa-numitelor fusuri de somn (somn cu unde lente sau „somn lent").

Formația reticulată este însă implicată și în mecanismele apariției unei alte forme de somn (numită și „a treia stare a creierului"), *somnul paradoxal.* Această formă de somn se caracterizează printr-o activitate bioelectrică rapidă și de voltaj scăzut (numit din acest motiv și „somn rapid"), mișcări rapide oculare, modificări somatice și vegetative. În somnul paradoxal există o intensă activitate nervoasă, similară cu activitatea creierului din starea de veghe. Subiecții treziți în cursul, sau imediat după o fază de somn paradoxal, își amintesc cu multă precizie visele. În cursul unei nopți se succed 4—6 cicluri de asemenea stări, astfel încît, la sfîrșitul nopții, somnul paradoxal reprezintă la om 18—22% din cantitatea totală de somn, adică în medie 80—120 minute.

S-a dovedit că structurile responsabile de producerea somnului paradoxal sînt situate la nivelul părții caudale a nucleului reticular pontin oral și al părții orale a nucleului reticular pontin caudal. Un rol deosebit de important îl deține *locus coeruleus,* responsabil de cea mai mare parte a fenomenologiei somnului paradoxal. De amintit că, neuronii acestui nucleu secretă, în cantități mari, catecolamine, în special noradrenalină și că prezintă relații multiple cu sistemul rafeului (sistem serotoninergic), cu cerebelul, cu scoarța cerebrală, cu măduva spinării, cu hipotalamusul și cu nucleul tractului solitar (v. fig. XII.3). În figura XII.20 sînt prezentate schematic principalele structuri responsabile de producerea celor două stări de somn.

S-a dovedit că în determinismul ciclului veghe-somn, un rol important îl are intervenția mediatorilor chimici [serotonina, catecolaminele, acetilcolina și acidul γ-aminobutiric (GABA)]. Blocarea sintezei de serotonină produce insomnie totală, iar blocarea sintezei de noradrenalină și acetilcolină afectează în special somnul paradoxal. Rolul sistemelor monoaminergice în desfășurarea ciclului veghe-somn este prezentat schematic în figura XII.21.

Cu această schemă, extrem de laconică, a ciclului veghe-somn, considerăm încheiată prezentarea sintetică a formației reticulate. Această schemă, oricît de sumară și incompletă ar fi, rezumă esențialul funcțiilor formației reticulate. Din acest „esențial" derivă toate celelalte funcții fără de care întregul sistem nervos nu și-ar putea îndeplini rolul integrator și adaptativ.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Badiu, I., Teodorescu-Exarcu, I. *Sistemul nervos.* Ed. Medicală, București, 1978.

Bowsher, D. *L'évolution des néurones chez les vertébrés.* În „La Recherche" 1976, 7 (72), 935—945.

Guyton, A. C. *Physiologie du système nerveux.* Ed. Masson, Paris, 1974.

Kreindler, A., Apostol, V. *Creierul și activitatea mintală.* Ed. Științifică și Enciclopedică, București, 1976.

Pop, M. *Cours de physiologie. Les fonctions du système nerveux central.* Press univ., Constantine (Algérie), 1976.

Popoviciu, L., Foișoreanu, V. *Probleme de neurofiziologie.* În „Visul", sub red. L. Popoviciu. Ed. Dacia, Cluj-Napoca, 1978.

Rogozea, R., Florea-Ciocoiu, V. *Învățarea negativă : habituarea.* Ed. Academiei R.S.R. București, 1982.

Routtenberg, A. *The reward system of the brain.* În „Scientific american 1978, 239 (5), 122—132.

Schmidt, R. F. *Integrative functions of the central nervous system.* În „Fundamentals of neurophysiology". Ed. Springer-Verlag-New York-Heidelberg-Berlin, 1978.

Zimmermann, M. *Neurophysiology of sensory systems.* În *„Fundamentals of sensory physiology".* Edit. by R. F. Schmidt. Ed. Springer-Verlag-New York-Heidelberg-Berlin, 1978.

XIII. RESPIRAȚIA CELULARĂ ȘI MECANISMELE TRANSFORMĂRII ENERGIEI ÎN CELULĂ

Esența fiziologică a respirației constă în eliberarea de energie prin oxidarea substanțelor organice. În sensul cel mai larg, prin respirație se înțelege ansamblul reacțiilor care procură celulei energia necesară manifestărilor ei vitale.

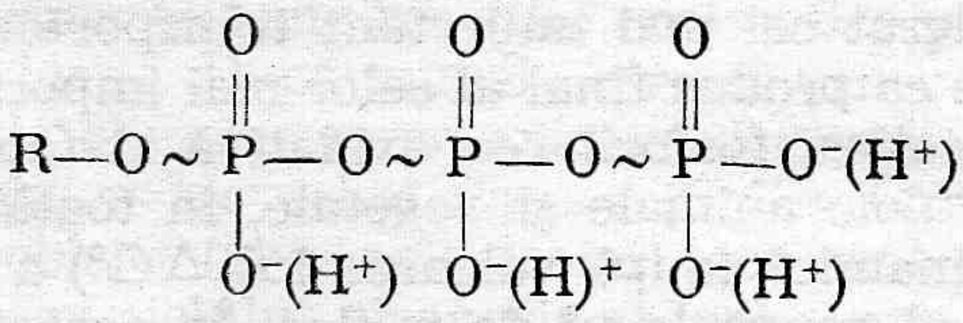
Toate formele de activitate ale organismelor de orice fel implică utilizarea energiei. Sursa de energie o reprezintă energia legăturilor chimice din diferite substanțe organice. Eliberarea acestei energii se face prin procese biochimice de oxidoreducere care, în esență, sînt aceleași la toate grupele de viețuitoare, la toate celulele și reprezintă esența respirației. De asemenea, acumularea acestei energii în legăturile chimice macroergice (de exemplu ATP) și apoi preluarea și utilizarea ei în diferite procese fiziologice și biochimice se face după aceleași scheme, cu valoare universală.

Universalitatea prezenței compusului macroergic ATP aduce un argument valoros pentru ideea unității mecanismelor fundamentale biochimice pe toată scara evolutivă a lumii vii, atît la nivel molecular cît și la nivel submolecular, pentru evoluția lumii vii și a sistemelor care condiționează existența și deci, fundamentează concepția filozofică materialist-dialectică a unității materiale a lumii.

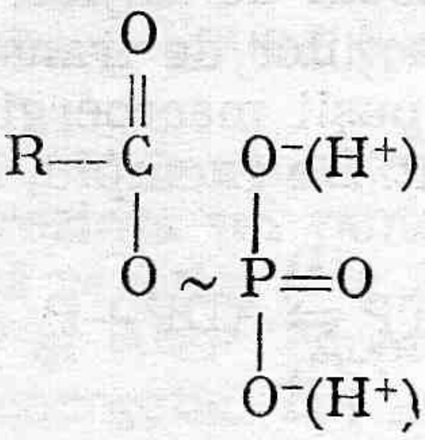
Compușii macroergici ai celulelor vii sînt o categorie de substanțe care înglobează o mare cantitate de energie chimică, compuși suficient de stabili pentru a reține energia, dar și destul de labili pentru a o ceda cu viteze impuse de ritmul proceselor biologice. Acești compuși se caracterizează prin existența unor legături hidrolizabile de P, din care cele mai frecvente sînt legăturile P—O, în cadrul grupărilor pirofosfat (1). Tot legătura P—O o găsim și în gruparea acilfosfat (2), ca și în gruparea fosfoenol, de exemplu, la acidul piruvic (3). O altă legătură macroergică frecventă în celulele vii este legătura S—C, în grupările tioester cum avem, de exemplu, în acetilcoenzima A (4), metabolit macroergic foarte important, reprezentînd punctul căii unice de oxidare a celor trei mari grupe de substanțe organice — glucide, lipide, protide — în ciclurile energetice celulare, cum este ciclul Krebs. De asemenea, legătura P—N, în cadrul unor compuși ca fosfocreatina (5).

Cel mai tipic reprezentant macroergic al lumii vii este ATP-ul, la care hidroliza unei grupări fosfat eliberează 7 000 cal/mol (6).

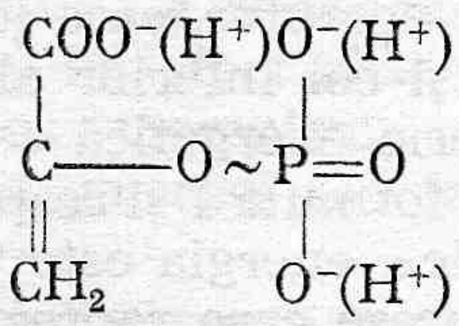
În condițiile *p*H-ului celular $\simeq$ 7, toate grupările fosfat sînt disociate ; molecula fiind foarte încărcată electric, iau naștere patru sarcini electronegative, concentrate pe structura polifosfatică (7).



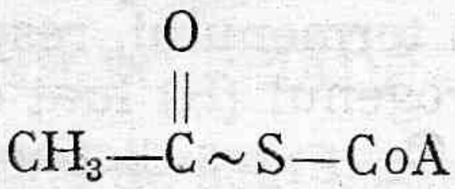
(1)



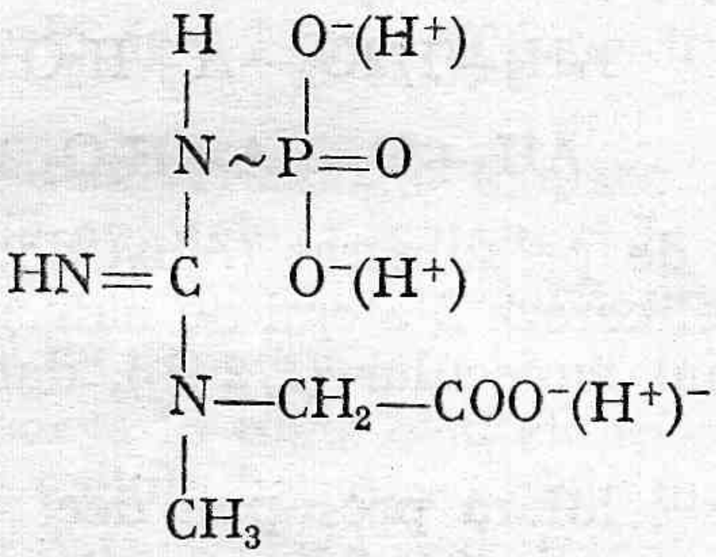
(2)



(3)

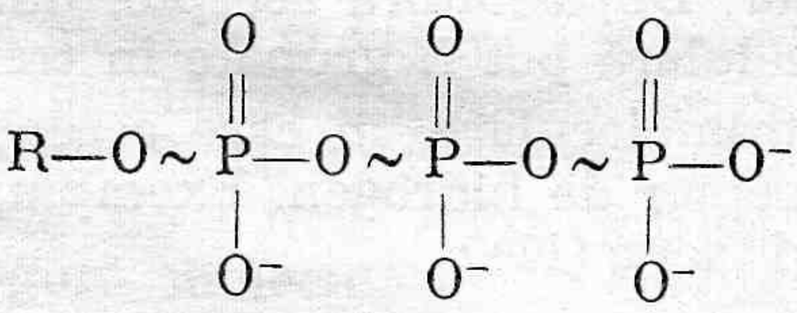


(4)



(5)

$$ATP^{4-} + H_2O \rightarrow ADP^{3-} + HPO_4^{-} + H^+ \quad (6)$$



(7)

Tocmai datorită lanțului polifosfatic puternic ionizat, molecula de ATP are o energie liberă de hidroliză atît de mare. Existența a patru sarcini electronegative atît de apropiate spațial, determină o respingere accentuată reciprocă, deci o marcantă tendință de dispersare a sarcinilor și menținerea lor în această moleculă necesită multă energie. Într-un mediu favorabil, are loc hidroliza unei grupări, sau a două grupări fosfat, iar ionii care se formează, ADP^{3-} și P^{2-}, avînd sarcini de același fel, creează cîmpuri electrostatice relativ puternice, care se vor opune refacerii mo-

leculei de ATP. Produșii își rearanjează structura electronică astfel încît, energia lor să fie minimă iar diferența față de molecula nehidrolizată, în privința conținutului energetic, să fie maximă.

ATP este considerat cel mai important transportor de energie în celulă, deoarece apare ca produs final al celor mai importante procese energetice cum sînt glicoliza, fosforilarea oxidativă și fotofosforilarea. El se găsește în toate celulele animale și vegetale, în toată scara filogenetică.

În scara termodinamică (după valoarea lui $\Delta G°$) a compușilor macroergici fosfați, ATP-ul ocupă locul de mijloc. În această scară se evidențiază sensul impus tuturor reacțiilor de transfer de fosfat (fosforilare-defosforilare), sens în care compușii macroergici cu fosfor pot fi, pe rînd, donatori sau acceptori de fosfat. De exemplu, reacția :

$$ATP \underset{(2)}{\overset{(1)}{\rightleftharpoons}} ADP + P \qquad (8)$$

formează un sistem donator-acceptor, care joacă rolul unei punți de legătură între grupul superior și cel inferior al scării termodinamice. Sistemul funcționează ca o baterie energetică celulară care prin reacția 1 se descarcă și prin reacția 2 (v. formula 1 și respectiv 2) se încarcă.

Pe moleculele macroergice, energia este transferată în cursul proceselor de oxidare celulară, procese care reprezintă esența fenomenului de respirație. În sensul strict al termenului, respirația celulară poate fi definită ca procesul în care hidrogenul (H) luat de la substrat (metabolit) reacționează cu oxigenul (1/2 O_2) gazos disponibil, pentru a forma H_2O (9) sau H_2O_2 (10), eliberînd energia :

$$AH_2 + 1/2O_2 \rightarrow A + H_2O \qquad (9)$$

$$AH_2 + O_2 \rightarrow A + H_2O_2 \qquad (10)$$

Hidrogenul este luat de pe substrat (AH_2) datorită intervenției unor endoenzime capabile să elibereze 2 atomi de hidrogen (2H), care vor reacționa în final cu oxigenul molecular (1/2 O_2), datorită intervenției altor sisteme enzimatice.

Procesele de oxidare celulară presupun deci existența unui donator de hidrogen, substratul care se oxidează, a unui acceptor de hidrogen, substratul care se reduce și a enzimelor specifice, care transportă hidrogenul de la donator la acceptor. După natura acceptorului de hidrogen, procesele de oxidoreducere celulară pot fi grupate în trei categorii :

1. Oxidoreduceri intramoleculare, în care aceeași moleculă joacă rolul de donator și de acceptor de hidrogen. Exemplu, convertirea glucozei în două molecule de acid lactic (11) :

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2C_3H_6O_3 \qquad (11)$$

Acestea sînt procesele de glicoliză și, respectiv, glicogenoliză, care se desfășoară în lipsa oxigenului, deci în anaerobioză.

2. Oxidoreduceri intramoleculare, în care donatorul și acceptorul de hidrogen sînt metaboliți celulari. Aceste reacții sînt caracteristice tot anaerobiozei, definind fermentațiile (alcoolică, lactică etc.),

3. Oxidoreduceri intramoleculare, în care acceptorul de hidrogen este oxigenul molecular atmosferic, reacții care sînt caracteristice proceselor aerobe, care mai sînt numite și glicoliză aerobă.

Degradarea anaerobă este o formă de utilizare a energiei conservate în legăturile chimice ale moleculelor organice, filogenetic foarte veche și prezentă în toate celulele vii. Oxidarea anaerobă a glucozei este denumită glicoliză și definește toate reacțiile enzimatice prin care glucoza este convertită în acid lactic. După numele cercetătorilor care au avut o contribuție deosebită la elucidarea mecanismului glicolizei, procesul este denumit și calea Embden-Meyerhof-Parnas (EMP). Glicoliza începe cu formarea esterului Robison (glucozo-6-fosfat), convertirea lui în fructozo-6-fosfat, cu deschiderea ciclului piranozic și închiderea ciclului furanozic și apoi, formarea esterului Harden-Young (sau Ivanov) — fructozo 1-6 difosfat.

Esterul Harden-Young poate fi considerat ca prima reacție caracteristică pentru glicoliză și reprezintă un punct cheie. Astfel, enzima fosfofructokinaza care catalizează reacția, este inhibată de concentrațiile mari de ATP și activată de ADP și AMP, raportul acestora reprezentînd controlul adenilic al nivelului energetic. Tot activatori sînt și fructozo-6-fosfatul și fructozo 1-6 difosfatul. De asemenea, citratul, prin modificarea raportului citrat-izocitrat, are un efect alosteric inhibitor asupra activității enzimei. Aceste numeroase mecanisme reglatoare asigură blocarea glicolizei și facilitează sinteza glucozei sau favorizează glicoliza, întrerupînd sinteza.

Sumînd toate reacțiile, glicoliza poate fi schematizată astfel (12) :

$$C_6H_{12}O_6 + 2ATP + 2H_3PO_4 + 2ADP \rightarrow 2C_3H_6O_3 + 4ATP. \qquad (12)$$

Deci, formarea a două molecule de acid lactic dintr-o moleculă de glucoză se face cu consumul a 2 mol ATP și sinteza a 4 mol ATP. Randamentul energetic al glicolizei este deci 2 mol ATP pentru fiecare mol glucoză degradată.

Glicoliza este o cale universală de oxidare anaerobă a glucozei, observată în toate celulele animale, vegetale și la microorganisme. În toate celulele animale și vegetale studiate, majoritatea enzimelor glicolizei sînt repartizate în faza solubilă celulară.

Glicogenoliza se observă în toate celulele în care se găsește o cantitate apreciabilă de glicogen (celule hepatice, fibre musculare striate etc.), glicogenul constituind de data aceasta substratul inițial al scindării anaerobe. Prima treaptă a secvențelor de oxidare este catalizată de fosforilază (α-glucanfosforilaza), cu formarea de glucozo-1-fosfat. Enzima este foarte răspîndită în celulele animale și vegetale și ocupă o poziție cheie în procesul de mobilizare a glucidelor din forma lor de depozit. Secvențele următoare sînt comune glicolizei, cu formarea de 2 mol acid lactic. Randamentul energetic este de 3 mol ATP, întrucît, din cele 4 mol ATP rezultat final, o singură moleculă a fost cheltuită la formarea fructozo-1,6 difosfatului (esterul Harden-Young) din fructozo-6-fosfat. Din acest punct de vedere, glicogenoliza se poate considera energetic mai favorabilă decît glicoliza. Pe ansamblul reacțiilor însă, randamentul final este egal (2 mol ATP) deoarece, inițial, la formarea glicogenului din glucoză se utilizează 1 mol ATP.

Fermentația, reprezintă un proces oxidativ realizat de enzimele unor microorganisme (bacterii, levuri), capabile să scindeze anaerob diferiți compuși organici ai carbonului, cu formare de compuși mai simpli. Din glucide, de exemplu, sub acțiunea diferitelor microorganisme rezultă o serie întreagă de produși finali cu un lanț de 1—4 atomi de carbon. Ade-

sea, unul din produși predomină cantitativ, caracterizînd fermentația respectivă, care-i poartă numele : alcoolică, lactică, propionică etc. Exemplu, fermentația alcoolică, este unica cale de obținere a energiei, în absența oxigenului, pentru celulele de drojdii, care fermentează glucidele formînd alcool etilic și CO_2.

Ecuația sumară a fermentației alcoolice a glucozei este :

$$C_6H_{12}O_6 + 2H_3PO_4 + 2ADP \rightarrow 2C_2H_5OH + 2CO_2 + 2ATP. \quad (13)$$

Randamentul energetic al fermentației este tot 2 mol ATP per mol glucoză.

Energia eliberată în procesele de glicoliză, glicogenoliză, fermentație lactică, fermentație alcoolică, este doar parțial acumulată în legăturile macroergice ale ATP, reprezentînd acea energie care poate fi utilizată pentru îndeplinirea funcțiilor celulelor. O parte din energie se pierde sub formă de căldură.

Socotind energia legăturii macroergice la 7 cal/mol, rezultă că în cazul glicolizei și fermentației (alcoolice, lactice etc.) se acumulează pînă la 15 cal iar în cazul glicogenolizei, pînă la 22 cal. Raportînd la energia eliberată din molecula de glucoză care se transformă în două molecule de acid lactic sau două molecule etanol, rezultă că randamentul energetic al glicolizei și fermentației este 25—30% iar al glicogenolizei aproximativ 40%. Prin aceste procese anaerobe, celula vie cîștigă deci mai puțin din energia liberă a moleculei de glucoză. Dar trebuie totodată să reținem faptul că, produșii rezultați (acid lactic, etanol) reprezintă combinații care au carbonul încă într-o stare relativ redusă.

Degradarea anaerobă (respirația anaerobă) este un proces mult mai vechi decît respirația aerobă. Organismele anaerobe au existat cu mult înainte de apariția oxigenului în atmosfera pămîntului.

Numai după realizarea fotosintezei a apărut respirația aerobă, condiționînd apariția și existența organismelor superioare, un aspect al acesteia fiind și posibilitatea utilizării integrale a energiei acumulate în produșii organici. Celula cu respirație aerobă, în condiții normale, nu formează acid lactic.

Observațiile în acest sens arată, de exemplu, că celulele tulpinilor sălbatice de drojdii au respirație aerobă foarte redusă. Celulele sanguine mature nu respiră complet, acoperindu-și nevoile energetice prin glicoliză. Celulele canceroase au o trăsătură caracteristică, aceea de a forma mari cantități de acid lactic în condiții aerobe.

În respirația anaerobă procesele de oxidare se petrec, așadar, în absența oxigenului. Energia necesară proceselor vitale celulare este furnizată de oxidarea acelorași substanțe ca și în respirația aerobă. Dehidrogenazele celulelor anaerobe dehidrogenează aceste substanțe, adică le oxidează, dar în loc ca hidrogenul luat de pe substrat să fie legat cu oxigenul molecular, este fixat pe un alt acceptor de hidrogen de natură variabilă reprezentînd, în general, un metabolit, de exemplu, la bacteriile anaerobe, nitrații, acidul fumaric, acidul ascorbic, cisteina, glutationul etc.

Incapacitatea celulelor anaerobe de a folosi oxigenul molecular ca acceptor de hidrogen se datorește faptului că aceste celule sînt lipsite în primul rînd, de sistemul citocromic, deci de sistemul care cedează electronii oxigenului și, în al doilea rînd, ele sînt lipsite de oxidazele capabile să activeze oxigenul.

Putem astfel deduce că respirației aerobe îi este caracteristică completarea lanțului enzimatic, prin apariția a cel puțin două sisteme enzimatice : 1. sistemul citocromic, capabil să accepte și apoi să cedeze electronii oxigenului și 2. sistemul oxidazic, capabil să activeze oxigenul molecular.

Glicoliza însă, nu are loc numai în condiții anaerobe, ci se desfășoară și în catabolismul aerob. Calea Embden-Meyerhof-Parnas de degradare aerobă a glucozei, parcurge aceleași reacții pînă la etapa de formare a acidului piruvic inclusiv.

Procesele de catabolism anaerob și aerob ale glucidelor se deosebesc între ele prin modul de folosire a $NADH_2$ și a acidului piruvic care rezultă în cursul acestor căi. Astfel :

— în lipsa O_2 nu este posibilă utilizarea $NADH_2$ pentru biosinteza ATP pe calea fosforilării oxidative și deci regenerarea NAD necesar pentru desfășurarea catabolismului glucidic ;

— în prezența O_2, $NADH_2$ format în reacția de oxidoreducere glicolitică se reoxidează prin lanțul respirator iar piruvatul poate să fie descompus în continuare pe căi diferite.

Pentru degradarea aerobă se observă eliberarea de CO_2, paralelă cu absorbția de O_2, raportul în volume al acestor gaze fiind definit drept cît respirator ($CR = CO_2/O_2$).

Calea principală de transformare a piruvatului în majoritatea celulelor animale și vegetale, ca și în celulele microorganismelor aerobe, este decarboxilarea oxidativă a acidului piruvic la acetil CoA (și CO_2, ca rezultat al decarboxilării). Produsul stă la baza interconexiunii diferitelor metabolisme intermediare (glucidic, lipidic, protidic). Decarboxilarea oxidativă a acidului piruvic este catalizată de un complex multienzimatic, localizat în mitocondrii și numit piruvat-dehidrogenază, complex în care au fost evidențiate cel puțin trei enzime diferite (E_1 = piruvat-decarboxilaza = piruvat-lipoatoxidoreductaza ; E_2 = lipoat-acetiltransferaza = = acetil CoA = dehidrolipoat-S-acetiltransferaza ; E_3 = lipoil-dehidrogenaza = $NADH_2$ = lipoamiloxidoreductaza).

Calea principală de utilizare de către celule a acetil CoA formată prin decarboxilarea oxidativă a piruvatului, constă în oxidarea completă a restului acetil, pînă la CO_2 și H_2O, cu eliberarea de energie. Acest proces se realizează, de asemenea, în mitocondrii și este numit oxidare biologică.

Oxidarea biologică definește astfel oxidarea enzimatică a tuturor compușilor chimici în celulă, avînd ca produși finali CO_2 și H_2O iar pentru aminoacizi și uree.

Oxidarea biologică are trei stadii, evidențiate în aproape toate celulele, și anume :

1. Formarea acetil CoA, reacțiile de sinteză deosebindu-se după natura substratului inițial (glicoliza, β — oxidarea acizilor grași etc.).

2. Oxidarea restului acetil în ciclul acizilor tricarboxilici, cu eliberare de CO_2 prin decarboxilarea substratelor și formarea de $NADH_2$, $NADPH_2$, $FADH_2$ (degajarea CO_2 nu este însoțită de eliberarea de energie).

3. Oxidarea $NADH_2$, $NADPH_2$ și a coenzimelor flavinice reduse, în lanțul respirator, cu formarea apei (avînd deci ca acceptor de hidrogen, O_2 atmosferic) și eliberarea de energie care se acumulează predominant în legăturile macroergice ale ATP, reacțiile decurgînd după aceeași schemă generală.

Transportul H de la un anumit substrat la oxigen implică deci participarea unor serii întregi de enzime și coenzime, care, fie că transportă H direct pe acceptor (O_2), fie îl transportă altor enzime care, în final, îl vor ceda acceptorului (O_2).

Astfel, dehidrogenazele piridinnucleotidice (NAD și NADP) transferă hidrogenul de pe substrat, enzimelor flavinice.

Dintre enzimele flavinice :

— unele pot fixa hidrogenul direct pe oxigenul molecular, acestea se numesc diaforaze (14) :

$$AH_2 \xrightarrow[-H_2]{NAD} \text{flavinenzimă } H_2 \xrightarrow[1/2O_2]{} H_2O \qquad (14)$$

— alte flavine (flavinmononucleotidul -FMN- și flavinadenindinucleotidul -FAD-) transferă electronul (e^-, provenit din disocierea atomului de hidrogen) pe sistemul citocromic, eliberînd protonul (H^+) în mediu. Sistemul citocromic transferă electronul pînă la ultimul element al seriei, citocromoxidaza (cit. a_3), care-l fixează pe oxigen (prin autooxidare), făcînd astfel oxigenul apt să reacționeze cu protonii eliberați în mediu, pentru a forma apa ;

— o altă categorie de enzime flavinice sînt capabile să dehidrogeneze substratul fără intervenția dehidrogenazelor piridinnucleotidice. În această categorie avem oxidazele aminoacizilor, oxidazele aldehidelor, ale xantinei, succinatdehidrogenaza. Aceste enzime, fie utilizează apoi calea citocromică pentru activarea oxigenului molecular și formarea apei, fie asigură în mod direct fixarea hidrogenului pe oxigen, cu formarea de peroxid de hidrogen (H_2O_2). În acest ultim caz, H_2O_2 este, fie descompus de catalază în H_2O și 1/2 O_2, fie este folosit de peroxidaze pentru dehidrogenarea altui substrat și formarea a două molecule de H_2O (15) :

$$H_2O_2 \rightarrow \begin{matrix}\text{peroxidază}\\ \text{metabolit } H_2\end{matrix} \rightarrow 2H_2O \qquad (15)$$

Reacțiile respective sînt de tip exergonic, iar degradarea substanței se face în trepte, așa fel încît fiecare treaptă are un nivel energetic inferior celei precedente și superior celei care urmează.

Mecanismul lanțului de reacții constă în transferul de H și de e^-, de la o treaptă la alta, deci într-o succesiune de procese de oxidare (pierdere de H sau de e^-) și de reducere (acceptare de H sau de e^-). În prezent, se cunosc șapte din acești acceptori, intermediari și succesivi, ai hidrogenului (acceptorul final, al 8-lea, este oxigenul molecular atmosferic). Cei șapte acceptori implicați în transferul de H și de e^- sînt coenzime. Prima este NAD (sau NADP), apoi FAD, după care urmează cinci pigmenți citocromici : coenzima Q, citocromii b, c, a și a_3. Atomii de hidrogen sînt transportați pînă la coenzima Q, unde sînt desfăcuți, e^- fiind transferat de la un citocrom la altul, pînă la a_3, care se autooxidează activînd oxigenul cu formare de apă.

În acest proces, energia nu este eliberată la fiecare treaptă de transfer, ci doar în trei momente, la trecerea H de la NAD la FAD, la trecerea e^- de la citocromul b la citocromul c și de la citocromul a la citocromul a_3. În fiecare din aceste trei trepte energia eliberată este transferată în legăturile macroergice ale unei molecule de ATP.

Existența unor lanțuri lungi de transportori de electroni care presupun declanșarea unor reacții cuplate, cum este lanțul respirator, ridică problema mecanismelor care asigură succesiunea reacțiilor.

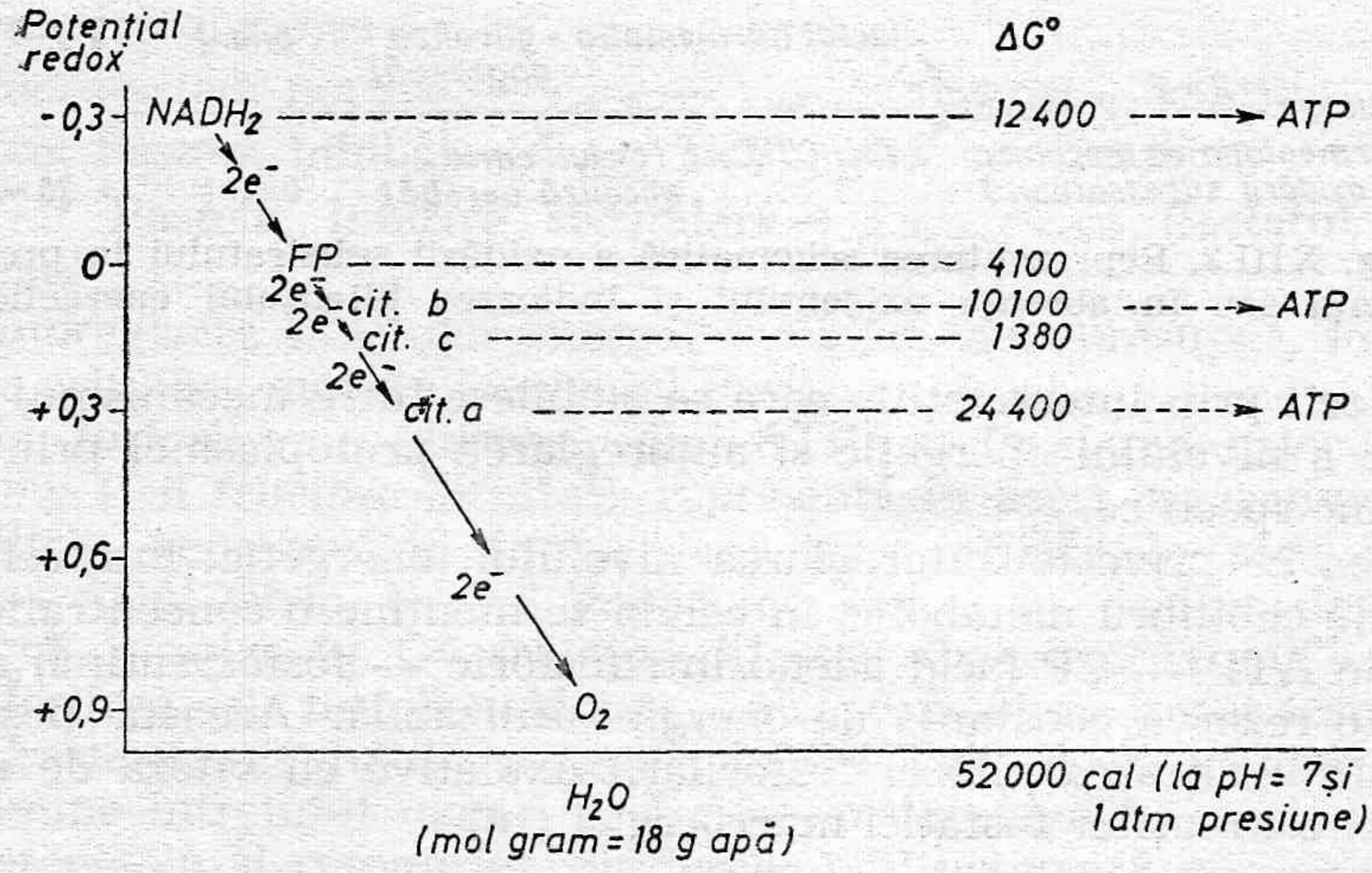


Fig. XIII.1. Lanțul de transport electronic mitocondrial cu indicația locurilor unde se realizează fosforilarea ATP și a gradientului energetic.

Transportorii de electroni (donatorii și acceptorii) se deosebesc între ei prin mărimea tendinței de a elibera electronii și, respectiv, a afinității pentru aceștia. Un bun donator va fi un slab acceptor și invers. Această tendință se determină experimental prin măsurarea potențialului de oxidoreducere (potențialul redox). Toți donatorii și acceptorii sînt dispuși pe o scară de potențiale, la capătul cel mai electronegativ al scării fiind compusul cu tendința cea mai accentuată de a ceda electronii ($NADH_2$) iar la capătul electropozitiv al scării, compusul cu cea mai mare afinitate pentru electroni (O_2) (fig. XIII.1).

Într-o reacție redox de tipul :

$A_{oxidat} + B_{redus} \rightarrow A_{redus} + B_{oxidat}$ direcția de desfășurare spontană, cu scăderea corespunzătoare a lui $\Delta G°$, depinde de diferența algebrică dintre potențialul redox al lui A și B.

Oxidarea $NADH_2$ în lanțul respirator este însoțită de formarea a 3 mol ATP pentru fiecare mol H_2O (randament $\simeq 50\%$). Cînd lanțul demarează cu reducerea coenzimei flavinice, care se oxidează apoi în lanțul respirator, se formează numai 2 mol ATP pentru 1 mol H_2O.

Oxidarea completă a acidului piruvic într-un singur tur al ciclului Krebs dă naștere la 15 mol ATP. Acidul piruvic, așa cum am văzut, provine dintr-un mol de fosfotrioză din care, pînă la decarboxilarea oxidativă a acidului piruvic, se înmagazinează încă 4 mol ATP, în total deci 19 mol ATP. Astfel, bilanțul energetic al oxidării aerobe a 1 mol glucoză este $2 \cdot 19 = 38$ mol ATP, în timp ce transformarea unui mol glucoză în 2 mol acid lactic dă numai 2 mol ATP. În acest mod, oxidarea în ciclul Krebs, cuplat cu lanțul respirator, reprezintă furnizorul esențial de energie pentru celula vie. Procesul de transfer al electronilor substratului supus oxidării spre oxigenul atmosferic, reprezintă respirația celulară, aerobă.

Celula fiind un sistem deschis, într-un echilibru dinamic autoreglat, stabilește o interrelație ciclică autoîntreținută între autodegradare și autorefacere. Interrelația între autodegradare și autorefacere nu poate fi în-

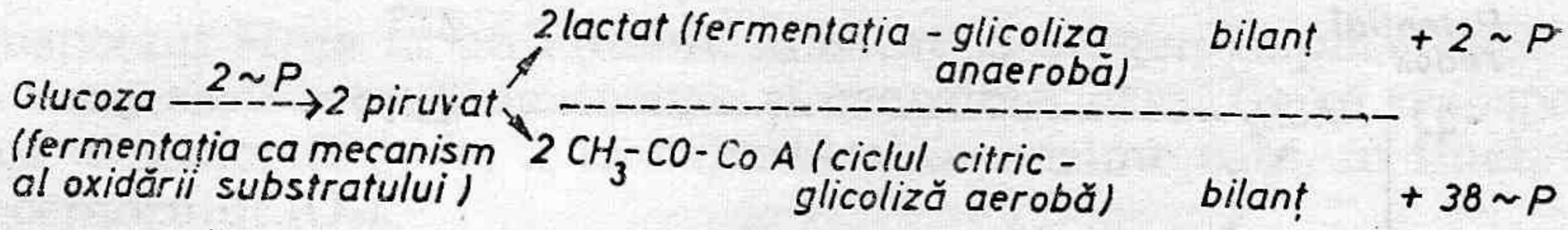


Fig. XIII.2. Reprezentarea schematică a oxidării substratului în prezența sau în absența oxigenului și indicarea bilanțului energetic.

țeleasă decît prin interrelațiile care se stabilesc între mecanismul reglării automate a nivelului energetic și autoreglarea protoplasmei prin sinteze de proteine specifice.

În ceea ce privește autoreglarea nivelului energetic intracelular în condiții de echilibru metabolic, în celulă se menține o concentrație determinată de ATP — CP (acid adenozintrifosforic — fosfocreatină) adică se menține o rezervă constantă de energie utilizabilă. Această posibilitate apare prin egalizarea vitezei fosforilării oxidative cu viteza de utilizare a energiei compușilor fosfatici macroergici (16) :

$$V_{\text{fosf. oxidat.}} = V_{\text{utiliz. ATP}} \qquad (16)$$

În acest caz, în celulă se desfășoară efectul Pasteur ca fenomen normal, adică viteza fermentației este egală cu viteza oxidării.

Transformarea : glucoză $\xrightarrow{2\sim P}$ 2 piruvat, care reprezintă fermentația ca mecanism al oxidării substratului, are loc și în prezența oxigenului și în lipsa lui, în ambele cazuri fiind identică (fig. XIII.2).

— În prezența O_2, fermentația ca mecanism al oxidării substratului este aerobă și piruvatul este transformat mai departe în acetil CoA, care intră în ciclul Krebs.

— În lipsa O_2, oxidarea este înlocuită cu fermentarea glucozei (glicoliza anaerobă). Deși fermentația are același mecanism al oxidării substratului, va duce la formarea lactatului.

În celulă cel mai important lanț enzimatic energogenetic este ciclul citric (Krebs), prin care acidul acetic (ca acetil CoA) este oxidat la CO_2 și H_2O. Acidul acetic (acetil CoA) reprezintă în același timp cel mai înalt termen cît și faza comună de degradare oxidativă a glucidelor, lipidelor și proteinelor.

Aceasta este calea oxidării biologice care, în esență, reprezintă un transfer de H, luat moleculelor substrat, pe O_2 atmosferic.

În lipsa O_2, întreaga oxidare biologică este suprimată, dar poate continua transformarea glucozei în piruvat → lactat (glicoliza anaerobă), adică oxidarea biologică este înlocuită cu fermentația glucozei. În acest caz efectul Pasteur este inhibat și viteza fermentației este mai mare decît viteza oxidării.

La celulele strict aerobe, indiferent cît de intensă este transformarea glucozei în lactat, lipsa de oxigen nu poate fi suportată decît un timp limitat, deficitul energetic celular crescînd în acest timp. Apariția lactatului în hipoxie și anoxie, prin alterarea sau suprimarea oxidării biologice, oglindește deci raportul dintre viteza fermentației glucozei și viteza oxidării biologice în ansamblu. Cînd hipoxia-anoxia este limitată în timp, lactatul este retransformat în piruvat și glucoza nu mai este folosită. Adică viteza fermentației este mai mică decît viteza oxidării, aceasta însemnînd o întărire secundară a efectului Pasteur.

Schematizînd, reiese :

1. efect Pasteur normal → $V_{ferm.} = V_{oxid.}$ (nu apare lactat) ;
2. efect Pasteur inhibat → $V_{ferm.} > V_{oxid.}$ (apare lactat)
3. efect Pasteur întărire secundară → $V_{ferm.} < _{oxid.}$ (lactatul se oxidează)

În autoreglarea nivelului energetic celular am presupus, în condiții ideale de echilibru metabolic, efectul Pasteur normal.

Dubla fosforilare a glucozei, din ATP, cu formarea esterului Harden-Young (1-6 fructozo-difosfat), reprezintă în acest caz activatorul ciclului citric, reprezentînd forma care trece repede la piruvat → acetil CoA → ciclul citric. Un rol important aici îl au deci enzimele care transformă glucoza în 1-6 fructozo-difosfat (hexokinaza -ATP-glucozo-transfosforilaza- și fosfohexokinaza -ATP-6-fructozo-fosfat-transfosforilaza-). Creșterea nivelului energetic inhibă cele două enzime și ciclul citric rămîne întreținut numai de lipide-protide (deficiență și ca urmare apare cetonemie și cetonurie). Scăderea ATP activează enzimele și glucoza este introdusă în oxidare. În felul acesta se stabilește o interrelație ciclică autoîntreținută și autoreglată între oxidarea biologică și fermentația glucozei, care are ca rezultat menținerea constantă a compușilor macroergici fosfatici.

Cît fermentația este egală cu oxidarea, nivelul energetic este staționar și fluxul de H pe O_2, constant.

Procesul respirației celulare este un proces legic și este corespondent principiului II al termodinamicii (principiul degradării energiei).

Transformarea energiei în lucru mecanic (sau de altă natură) nu este niciodată completă ; o parte din energie rămîne sub formă de căldură, care se pierde, numită energie degradată. Considerînd semnificația energiei degradate pentru întregul univers, se poate spune că există o tendință naturală, cu caracter legic, de a se ajunge la o stare universală de echilibru, în care nu se mai produce lucru mecanic sau de alt fel, această tendință avînd un sens unic. (Speculații idealiste în acest sens, au definit „moartea termică“ a universului).

Pentru explicarea acestui aspect este necesară precizarea noțiunilor de „ordine“ și „dezordine“. Un element al unui sistem cu un conținut energetic mai ridicat, devine un element de structurare, de complexare, de ordonare a sistemului, care nu mai este în echilibru. Dacă elementul respectiv își pierde energia, va reveni la starea de uniformitate, de dezordine.

Desfășurarea spontană a tuturor fenomenelor este deci de la ordine către dezordine, de la complexiate către uniformitate. (Principiul II al termodinamicii precizează deci sensul de desfășurare a fenomenelor). Principiul II al termodinamicii definește deci o nouă mărime termodinamică, entropia, notată cu „S“, care exprimă gradul de neuniformitate al sistemului, gradul de uniformizare al stărilor energetice. Entropia este maximă cînd gradul de uniformizare a materiei în sistem este maxim (dezordine) iar lucrul care s-ar putea efectua este nul.

Deci, toate procesele se desfășoară în sensul măririi entropiei sistemului pînă la maxim, care este starea de echilibru. Creșterea entropiei însă, se face continuu în cadrul unor procese ireversibile. În natură (biologică) sînt și procese reversibile și atunci avem : $\Delta S \geqslant 0$ (sensul de inegalitate corespunde proceselor ireversibile iar sensul de egalitate, proceselor reversibile).

Astfel, entropie scăzută au compușii complex structurați, cum ar fi proteinele iar entropie mare au compușii simpli ca apa, ureea, CO_2. Apa și CO_2 au o entropie mai mare decît o cantitate echivalentă de glucoză și O_2, de aceea celula vie poate utiliza pentru lucru energia liberă rezultată din transformarea glucozei în CO_2 și apă. Celula ingeră produși cu entropie scăzută (se hrănește cu entropie negativă -Schrödinger-).

Orice proces care se desfășoară împotriva sensului spontan (dezordine, uniformizare) trebuie să consume energie. Un exemplu de astfel de proces, care este un proces activ celular, este transportul activ prin membrană, împotriva gradientului (de concentrație, electrochimic etc.).

Practic, energia rezultă din asocierea unor reacții endergonice cu reacții exergonice. Această asociere are loc în celulă, unde reacțiile chimice care consumă energie sînt asociate cu reacții chimice de oxidare, de respirație, cu randamentele energetice pe care le-am văzut.

Celula vie sintetizează compuși complecși, cu entropie mică, cu ajutorul energiei „împrumutate" din mediu (relația : energie solară-fotosinteză-compuși organici). Organizarea protoplasmei este, astfel, o stare mai puțin probabilă decît mișcarea dezordonată a moleculelor, de aceea, această organizare pretinde energie, al cărei consum crește odată cu creșterea ordinii și complexității sistemului, iar menținerea acestuia depinde de metabolism. Reversibilitatea biologică (a reacțiilor oxidoreducătoare ale respirației celulare) se opune creșterii entropiei sistemului biologic și în această reversibilitate, așa cum am văzut, oxidarea biologică are un rol esențial.

Prin moartea celulelor energia de structură este pusă în libertate și are valoarea de 2 Kcal/g.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Artenie, Vlad. *Curs de chimie biologică,* vol. II. Centrul de multiplicare al Univ. „Al. I. Cuza", Iași, 1976.

Baciu, I. *Fiziologie.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1977.

Botnariuc, N. *Biologie generală.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1974.

Dimitriu, Gh. *Elemente de biologie celulară,* p. I. Centrul de multiplicare al Univ. „Al. I. Cuza" Iași, 1975.

Dimitriu, Gh. *Mecanisme celulare de reglare a metabolismului celular.* În „Cursuri speciale din Programa de perfecționare postuniversitară", vol. II. Centrul de multiplicare al Univ. „Al. I. Cuza" Iași, 1974.

Ionescu-Varo, M., Dimitriu, Gh., Deliu, Cornelia. *Biologie celulară,* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1981.

Isac, M. *Biofizica, vol. I.* Centrul de multiplicare al Univ. „Al. I. Cuza", Iași, 1976.

Mărgineanu, D. G., Isac, M. I., Tarba, C. *Biofizică.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1980.

Péterfi, Șt., Sălăgeanu, N. *Fiziologia plantelor.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1972.

Roșca, D. I. *Fiziologie animală.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1977.

Ruch, T., Fulton, J. *Fiziologie medicală și biofizică.* Ed. Medicală, București, 1963.

Șanta, N. Jitariu, P. *Fiziologia animalelor și a omului.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1970.

Topală, N. D. *Microbiologie generală,* vol. I și II. Centrul de multiplicare al Univ. „Al. I. Cuza" Iași, 1978.

XIV. ARHITECTURA MOLECULARĂ A CROMOZOMILOR ȘI GENELOR DE TIP EUCARIOT

Organizarea genomului la eucariote. În general s-a constatat că eucariotele conțin o cantitate mult mai mare de ADN decît este necesar pentru genele structurale și pentru realizarea reglajului genetic al activității celulare. Astfel, se apreciază că eucariotele conțin un maximum de 10^5 gene funcționale sub formă de secvențe non-repetitive, în timp ce în genomul lor se găsește o cantitate mult mai mare de ADN non-informațional sau cu funcții care nu sînt încă cunoscute.

Comparativ cu procariotele, la eucariote cantitatea de informație genetică este mult mai mare. Se apreciază de pildă că în celula de la mamifere există o cantitate de ADN de circa 1 000 ori mai mare ca cea din celulele de tip bacterian.

Noțiunea de cromozom la eucariote a fost folosită în 1888 pentru prima oară de către W. Waldeyer în sensul de corpuscul colorat, vizibil în cursul diviziunii celulare. Odată cu elaborarea teoriei cromozomiale a eredității și cu apariția citogeneticii, cunoștințele despre structura moleculară și funcționarea cromozomilor s-au dezvoltat considerabil. S-a descoperit astfel faptul că, ei prezintă un număr relativ constant pentru o anumită specie, că realizează un ciclu cromozomial în care alternează faze haploide (n) cu cele diploide ($2n$), că sînt capabili de restructurări, că genele de pe un anumit cromozom sînt dispuse într-o anumită ordine și că manifestă linkage, că în cursul diviziunii meiotice fiecare pereche de cromozomi de origină diferită (maternă și paternă) disjunge independent de toate celelalte și că are loc în fiecare generație o restructurare a cromozomilor prin fenomenul de crossing-over. Recombinarea genetică realizată prin cele 3 căi : disjuncție independentă a perechilor de cromozomi, crossing-over și conversie genică, determină formarea în descendență a unor programe genetice foarte variate, fapt care explică variabilitatea genotipică a descendenței, capacitatea sa de adaptare la mediu și de evoluție.

O dată cu apariția geneticii moleculare în perioada de după cel de al doilea război mondial, noțiunea de cromozom s-a extins de la organismele eucariote și la cele procariote. Aceasta deși în ce privește structura, organizarea moleculară și funcționarea celor două tipuri de cromozomi există diferențe considerabile. În timp ce la procariote cromozomii sînt constituiți exclusiv din macromolecule de ADN sau în cazul unor virusuri de ADN sau ARN, la eucariote cromozomii au o structură moleculară mult mai complexă.

În cromozomii de tip eucariot ADN-ul reprezintă 13—16%, ARN-ul cromozomial 12—13%, proteinele histonice și non-histonice 68—72%. De asemenea, în constituția acestor cromozomi intră și mici cantități de lipide, precum și ioni de Mg^{++} și Ca^{++}.

Desigur că ADN-ul reprezintă cea mai importantă fracție din cromozomii eucariotelor, în el găsindu-se stocată informația genetică. Cantitatea de ADN variază în limite foarte mari la diverse specii, după cum se poate remarca din tabelul de mai jos :

Tabelul XIV.1

Cantitatea de ADN la diferite specii

Speciile	Nr. haploid de cromozomi	Nucleotide per/ celulă haploidă
Neurospora crassa (ciupercă ascomicetă)	7	$8,6 \times 10^7$
Chlamydomonas reinhardi (algă verde)	15	$1,2 \times 10^8$
Drosophila melanogaster (insectă dipteră)	4	$1,7 \times 10^8$
Amphioxus lanceolatus (cefalocordat)	12	$1,0 \times 10^9$
Columba livia (porumbel)	40	2×10^9
Mus musculus (șoarece)	20	$6,5 \times 10^9$
Vicia faba (bob)	6	$4,4 \times 10^{10}$
Lilium longiflorum (crin)	12	$1,8 \times 10^{11}$

Mărirea cantității de ADN la un organism eucariot se poate realiza pe mai multe căi : prin multiplicarea numărului de genomuri (poliploidie), prin adiția numai a anumitor cromozomi (aneuploidie), prin duplicația genelor și prin mărirea cantității de ADN repetitiv, în mare măsură non-funcțional (fig. XIV.1).

ADN-ul cromozomilor de tip eucariot, poate fi împărțit în 3 clase după cum urmează :

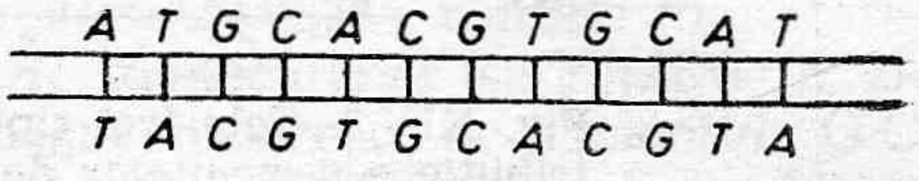
Clasa 1. Secvențe unice de nucleotide, care se găsesc într-o singură copie per genom. În această clasă sînt incluse genele structurale, precum și unele secvențe de nucleotide care servesc la spațierea genelor.

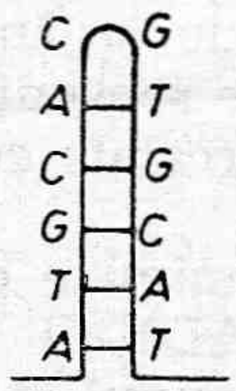
Clasa 2. Secvențe de nucleotide intermediar repetitive, care cuprinde mai multe fracții de ADN cu un grad variat de redundanță. Din această clasă fac parte unele gene care se găsesc în mai multe exemplare, cum sînt de pildă cele ce codifică ARNr, ARNs și diferitele histone, precum și secvențe de ADN non-informațional.

Clasa 3. Secvențe de nucleotide înalt repetitive, care cuprinde secvențe de nucleotide care se repetă într-un număr mare de copii, de peste 10^6 per genom. Aceste secvențe, ce pot fi formate din numai cîteva nucleotide, sînt localizate în heterocromatina constitutivă.

Marea variație în cantitatea de ADN în celulele eucariotelor se datorește în mare măsură ADN-ului repetitiv, care este în bună măsură non-funcțional, adică nu formează gene, ci numai secvențe pentru spațierea genelor. Astfel, la specia de drojdii *Torulopsis candida* ADN-ul re-

Fig. XIV.1. Organizarea schematică, la nivel molecular, a unui cromozon de tip eucariot (după Yunis, 1974).





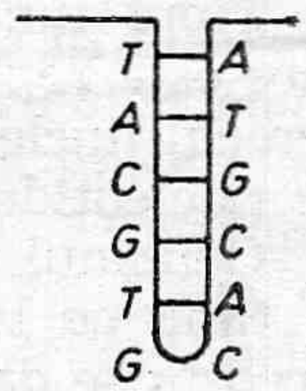


Fig. XIV.2. Structura palindroamelor formate din secvențe de nucleotide inversate, de forma unor ace-de-păr.

petitiv reprezintă 5,3% din cantitatea totală de ADN, la ciuperca *Neurospora crassa* reprezintă 13,5%, la planta traista ciobanului *(Capsella bursa pastoris)* reprezintă 46%, la sfecla de zahăr *(Beta vulgaris)* 63%, la grîu *(Triticum aestivum)* 83%, iar la ceapă *(Allium cepa)* reprezintă 95%. O variație similară se poate remarca și la diverse specii de animale.

În cromozomii eucariotelor, secvențele de nucleotide repetitive sînt intercalate între secvențele non-repetitive, care reprezintă de obicei genele funcționale. Astfel, la *Triticum aestivum*, la care numai circa 17% din genom este reprezentat de ADN non-repetitiv, secvențe de acest tip formate din circa 1 000 nucleotide, sînt dispuse intercalat cu secvențele repetitive. Se produc astfel *formații duplex* care includ segmente ale macromoleculei de ADN monocatenar și bicatenar, intercalate cu segmente repetitive. Secvențele de ADN repetitiv nu sînt identice, ci ele sînt grupate pe familii de secvențe asemănătoare, care provin probabil dintr-o secvență ancestrală unică.

Un alt tip de secvențe de nucleotide în ADN-ul eucariotelor îl reprezintă formațiile denumite *palindroame*. Acestea constau din secvențe de nucleotide inversate, ce dau naștere unor bucle de tip ac-de-păr (hair-pin-loop). Dacă ADN-ul de tip eucariot este denaturat și apoi supus renaturării, o mică fracție de ADN monocatenar se răsucește înapoi extrem de rapid și formează cu sine însăși o structură bicatenară de forma acului de păr (fig. XIV.2). De pildă, în ADN-ul grîului, secvențele duplex de tip palindromic reprezintă 3—5%. Rolul acestor formațiuni de tip palindromic nu este prea bine cunoscut.

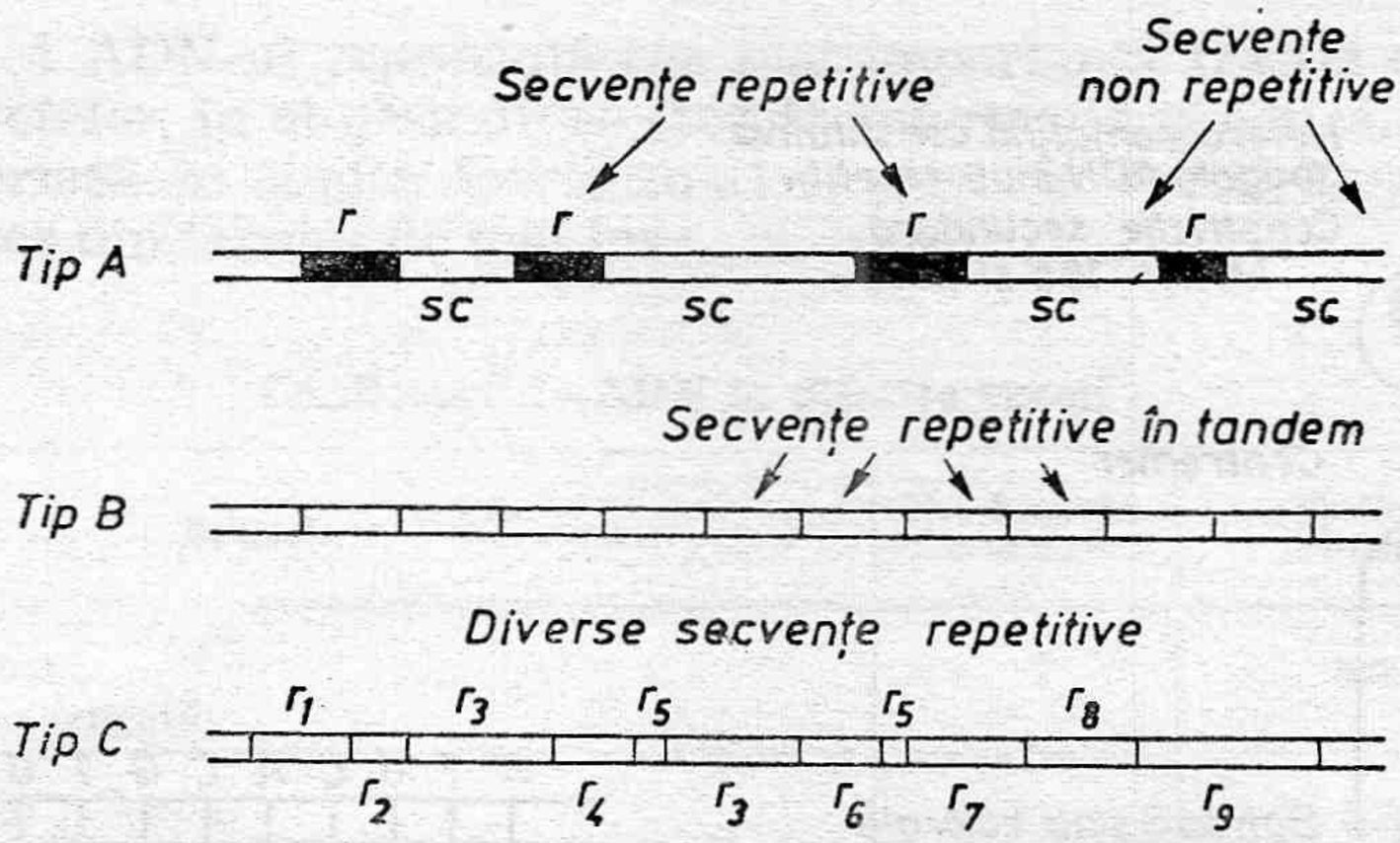


Fig. XIV.3. Cele trei tipuri de bază (A, B și C) de distribuție a secvențelor de nucleotide în cromozomii plantelor superioare (după F l a v e l l, 1980).

Tipul fundamental de organizare a genomului la eucariotele superioare este reprezentat de secvențe non-repetitive de ADN de 1 000—2 000 perechi nucleotide, intercalate cu secvențe repetitive de 200—800 perechi de nucleotide.

Genomul celulelor animale conțin în medie 10—30% ADN repetitiv, în timp ce la plante ADN-ul repetitiv reprezintă în medie 50—80%. Aceasta se datorește faptului că plantele au de obicei genomuri mult mai mari.

ADN-ul repetitiv la plante este organizat în 3 tipuri : intercalat cu secvențe unice, intercalat cu secvențe repetitive de diferite mărimi, în secvențe repetitive de același fel în șiruri lungi (fig. XIV.3).

La *Zea mays* genomul este alcătuit din 3 clase de ADN : înalt repetitiv, mijlociu repetitiv și secvențe unice. *ADN-ul înalt repetitiv* reprezintă circa 21% din genom și este alcătuit din aproximativ 800 000 copii care se repetă. ADN-ul mijlociu repetitiv reprezintă circa 40% din genom și este alcătuit din secnețe de 1 000 copii. Denaturarea termică a demonstrat că, secvențele înalt repetitive reprezintă o divergență de 12%, în timp ce secvențele mijlociu repetitive o divergență de numai 6%.

Studiul comparativ al organizării genomului la *Zea mays* și speciile înrudite de *Zea mexicana* și *Tripsacum laxus*, a arătat că, atît secvențele unice cît și secvențele repetitive au evoluat divergent. Deosebirile relativ mari între porumbul cultivat și rudele sale sălbatice, se explică printre altele, prin faptul că prin introducerea sa în cultură, a fost supus unui proces de selecție extrem de intens.

Pentru a înțelege cum funcționează cromozomul eucariotic este necesară cunoașterea structurii secvențelor de ADN care intră în alcătuirea sa. De pildă, la plantele cu genomuri mici (cum este bumbacul la care 1 C = 0,8 pg ADN) numai 5—10% din ADN este necesar pentru realizarea funcțiilor cromozomiale specifice, adică conțin ADN informațional. La plantele cu genomuri mari (cum este secara la care 1 C = 8,4 pg ADN) cantitatea relativă de ADN informațional este probabil mai mică.

Se aproximează în prezent că, numărul de gene la plante este în jur de 15 000 și că mărimea medie a unei gene este de 1 200 nucleotide. Aceasta înseamnă că, numai $1{,}8 \times 10^7$ perechi nucleotide din ADN, sînt implicate în funcțiile caracteristice organismului respectiv. Aceasta în

timp ce angiospermele cu genomuri nucleare mici, cum este *Arabidopsis thaliana*, au 2×10^8 perechi de nucleotide, iar cele mai mari genomuri au chiar peste 8×10^{10} perechi nucleotide.

Replicația ADN cromozomial începe din numeroase locusuri (puncte de origine) asigurînd astfel replicația genomului în faza S a ciclului mitotic. Numărul de locusuri din care începe replicația variază în diferite țesuturi. La *Arabidopsis thaliana* există două grupe de locusuri de inițiere : un grup alcătuit din 700 locusuri, iar al doilea format din 1 900 locusuri, care începe replicația cu 36 minute mai tîrziu la 22°C.

Heterocromatina conține lungi secvențe înalt repetitive de ADN, fapt care determină condensarea sa puternică și replicarea tîrzie.

La crin, s-a demonstrat prin studiul meiozei, că nu tot ADN-ul se replică în faza S premeiotică și că, aproximativ 0,3% rămîne monocatenar în cromozomii duplicați. Acest ADN monocatenar se replică în zigoten (ADNz), deci foarte tîrziu și este bogat în perechi de nucleotide G.C. La această specie cu un genom foarte mare (5×10^{13} daltoni de ADN), există numai 10% ADN sub formă de secvențe unice și circa 3% din acesta este reprezentat de ADNz. Acest tip de ADN servește pentru recunoașterea cromozomilor omologi, pentru împerecherea lor în meioză și formarea complexului sinaptinemal. ADN-ul sintetizat în zigoten constă din secvențe de 5 000—10 000 perechi nucleotide predominant unice.

După ce recombinarea a avut loc, o cantitate mică de ADN rămas monocatenar se replică în pachiten (ADNp), el reprezentînd 0,1% din genom. Acest ADNp este format din secvențe de cîteva sute de nucleotide, care se repetă de 700—2 000 ori per genom la crin. Acest ADNp servește la repararea ADN degradat în timpul meiozei. În regiunile heterocromatice, în care recombinarea genetică nu se realizează sau se realizează cu frecvență mică, nu există aproape deloc ADNz și ADNp.

Prin studiul ratei de renaturare sau a cineticii renaturării se pot stabili diversele tipuri de secvențe, cele repetitive renaturînd mai repede. La plantele care au peste 2 pg ADN per genom, 20—35% din ADN-ul lor se află sub formă de secvențe unice. La speciile cu genomuri mici, există o cantitate redusă de ADN repetitiv, acesta fiind reprezentat în special de ADNr, adică de gene care determină sinteza ARNr.

La mazăre s-a demonstrat că, 80% din secvențele unice de ADN se găsesc sub forma de secvențe de maximum 1 000 perechi nucleotide, intercalate cu secvențe repetitive. Numai o mică parte din secvențele unice de ADN nu este intercalat cu secvențe repetitive. Per total genom la mazăre, numai 5% ADN este format din secvențe unice, neintercalate cu secvențe repetitive.

În genomul plantelor s-au pus în evidență și secvențe repetitive inversate. Aceste secvențe reprezintă sub 5% din genom la : bumbac, grîu, secară, tutun, soia etc. Aceste secvențe sînt de fapt duplicate și orientate invers. Ele au o mărime, la bumbac și grîu, de 50—900 perechi nucleotide. Uneori ele sînt separate între ele prin secvențe scurte de nucleotide. După unii autori, aceste secvențe repetitive inversate sînt dispuse la capetele cromozomilor pentru a facilita replicarea lor.

Dispoziția secvențelor repetitive de ADN, s-a evidențiat prin folosirea endonucleazelor. Astfel la secară, 10% din genom constă în 3 familii diferite de secvențe repetitive de 480, 610 și 120 perechi nucleotide. Fiecare din aceste secvențe repetitive conțin cîte un locus pentru acțiunea endonucleazelor Mbo II, Taq I, și Hae III (fig. XIV.4).

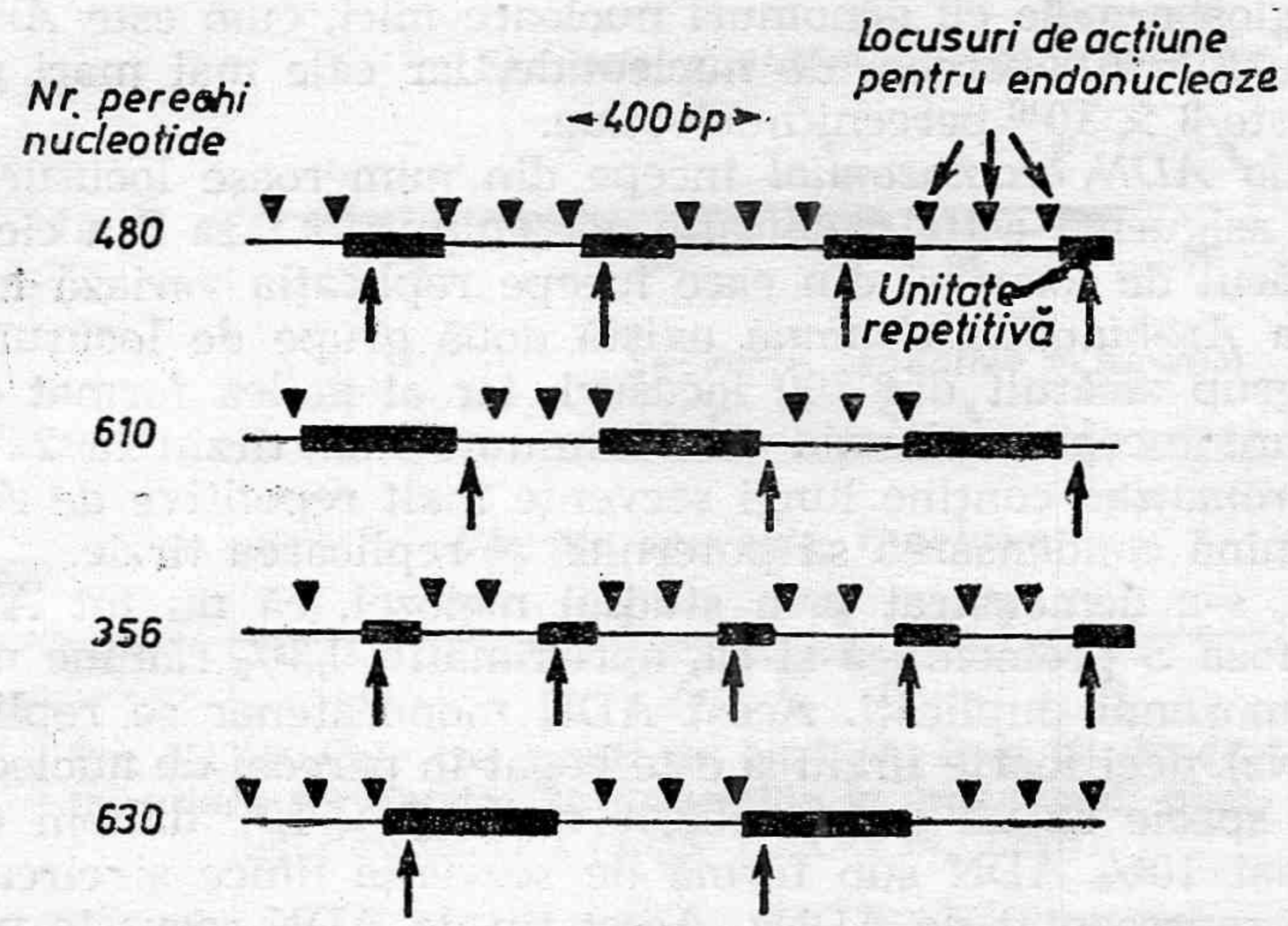


Fig. XIV.4. Unități repetitive în macromolecula de ADN din cadrul heterocromatinei de la secară (după Flavell, 1980).

Familiile de secvențe repetitive sînt de 2 feluri :

1. Secvențe repetitive dispuse în tandem în șiruri lungi și menținute împreună.

2. Secvențe repetitive dispersate prin permutații.

În general se consideră că secvențele repetitive în tandem sînt dispuse în regiunile heterocromatice, de fapt ele fiind cele care determină heterocromatinizarea. La grîu, de pildă familiile de secvențe repetitive sînt dispuse în regiuni interstițiale, ce pot fi identificate prin bandare N. La multe specii ele sînt distins legate de centromer, de organizatorul nucleolar (genele majore pentru ARNr) și în regiunile în care se găsesc dispuse genele ADNr de tip 5S. Multe din secvențele repetitive identice în tandem, nu sînt transcrise și se heterocromatinizează.

În ce privește evoluția secvențelor repetitive de ADN, se consideră că peste 50% din genomul plantelor este alcătuit din alternanța dintre secvențe repetitive (R) și unice (U) : R-U-R-U-R-U etc. sau din secvențe repetitive diferite care alternează : R^4-R^3-R^4-R^3. Aceste dispoziții ale secvențelor de nucleotide sînt rezultatul unor *transpoziții* al unor secvențe scurte, *rearanjamentelor* sau *divergenței* de la ordinea inițială a secvențelor. Uneori are loc *amplificarea* și *reamplificarea* unor secvențe de nucleotide, după cum poate avea loc deleția unor secvențe.

În concluzie, o mare parte din ADN-ul cromozomilor plantelor, ca și la animale de altfel, constă în diferite tipuri de secvențe scurte de nucleotide, intercalate unele cu altele. În unele regiuni, aceste secvențe scurte de diferite tipuri se repetă iar uneori sînt intercalate de secvențe unice.

S-a emis ipoteza că, dispoziția secvențelor ce se repetă și a secvențelor unice, se realizează în vederea funcției genelor în cursul dezvoltării organismelor.

O altă ipoteză este că, segmentele informaționale de nucleotide, sînt intercalate cu mult ADN non-informațional, pentru a conferi astfel fiecărui segment o identitate unică.

În ce privește *dispoziția moleculelor de ADN în cromozomul eucariotic*, T. A. O k a d a și D. E. C o m i n g s (1979) au descoperit existența unor *structuri de tip rozetă — interrozetă*. Prin metoda izolării cromozomilor metafazici de la hamsterul chinezesc și a dispersiei lor în apă distilată sau în soluție de acetat de amoniu (0,15—0,50M), s-au pus în evidență *structuri de tip rozetă-interrozetă*. ADN-ul cromozomial este astfel eliberat din cromozomi și formează o serie regulată de rozete legate între ele prin ADN interrozete. Lungimea medie a unei rozete este 0,14μm similară cu lungimea medie a unei cromomere de ADN din cromozomii politenici de *Drosophila melanogaster*. Lungimea medie a unei interrozete este de 4,2 μm. Proteinele nucleare matrice sînt prezente în cromozomi și se pare că joacă un rol important în formarea rozetelor.

S-a demonstrat că, rozetele-interrozetele sînt alcătuite din ADN, fiind hidrolizate cu dezoxiribonuclează.

În ce privește histonele, clasa H 1 a fost eliminată în urma tratamentului cu acetat de amoniu, dar clasele H2A, H2B, H3 și H4 nu au fost eliminate complet. Explicația constă în faptul că, aceste ultime 4 clase intră în alcătuirea nucleozomului.

Se consideră că, rozetele reprezintă superrăsuciri ale ADN, fiind ultimile subdiviziuni ale cromomerei și pot fi comparate cu cromomerele cromozomilor politenici. Rozetele sînt formate în condițiuni speciale în prezența ADN circular. Buclele de ADN sînt ținute în această formă cu ajutorul proteinelor sau a ARN.

În cromozomii politenici rozetele se aliniază singure și formează benzile, în timp ce ADN-ul interrozetelor formează interbenzile. Deoarece benzile de tip G sînt compuse din ADN bogat în perechi de nucleotide de tip A-T, iar benzile R sînt compuse din ADN bogate în G-C, diferențele în constituția rozetelor și interrozetelor arată că ele sînt structuri reale (fig. XIV.5).

Studiul cromozomilor meiotici arată o distribuție non-randomizată a rozetelor de-a lungul filamentului axial sau elementelor laterale ale complexului sinaptinemal, în timp ce ADN-ul interrozetelor formează bucle similare cromozomilor „perie de lampă".

Arhitectura tridimensională a cromozomilor în nucleu este evident influențată de organizarea și disjuncția secvențelor de nucleotide. Astfel, regiunile heterocromatice care includ șiruri lungi de secvențe repetitive se asociază adesea împreună chiar cînd aparțin unor cromozomi diferiți.

Dispoziția intercalată a secvențelor de nucleotide este generată de evoluția divergentă a secvențelor, adică de diversificarea lor în timp, de rearanjamente și translocări, de amplificări și deleții, fenomene care sînt mai ușor tolerate de ADN-ul non-informațional. Aceste fenomene sînt evident responsabile de arhitectura moleculară a genomului la plante.

Proteinele histonice. Histonele sînt proteine cu sarcini electrice pozitive, bogate în arginină și lizină, lipsite complet de triptofan. Datorită naturii lor bazice ele pot fi extrase rapid cu acid hidrocloric sau acid sulfuric. Ele pot fi împărțite în 5 clase notate : H1, H2A, H2B, H3 și H4 care se găsesc în cromatina celulelor de tip eucariot.

La eucariote, histonele au un rol important în determinarea structurii cromatinei, mărind stabilitatea ADN, precum și în reglajul genetic nespecific. Sinteza lor este cuplată cu cea a ADN și se realizează în faza S a

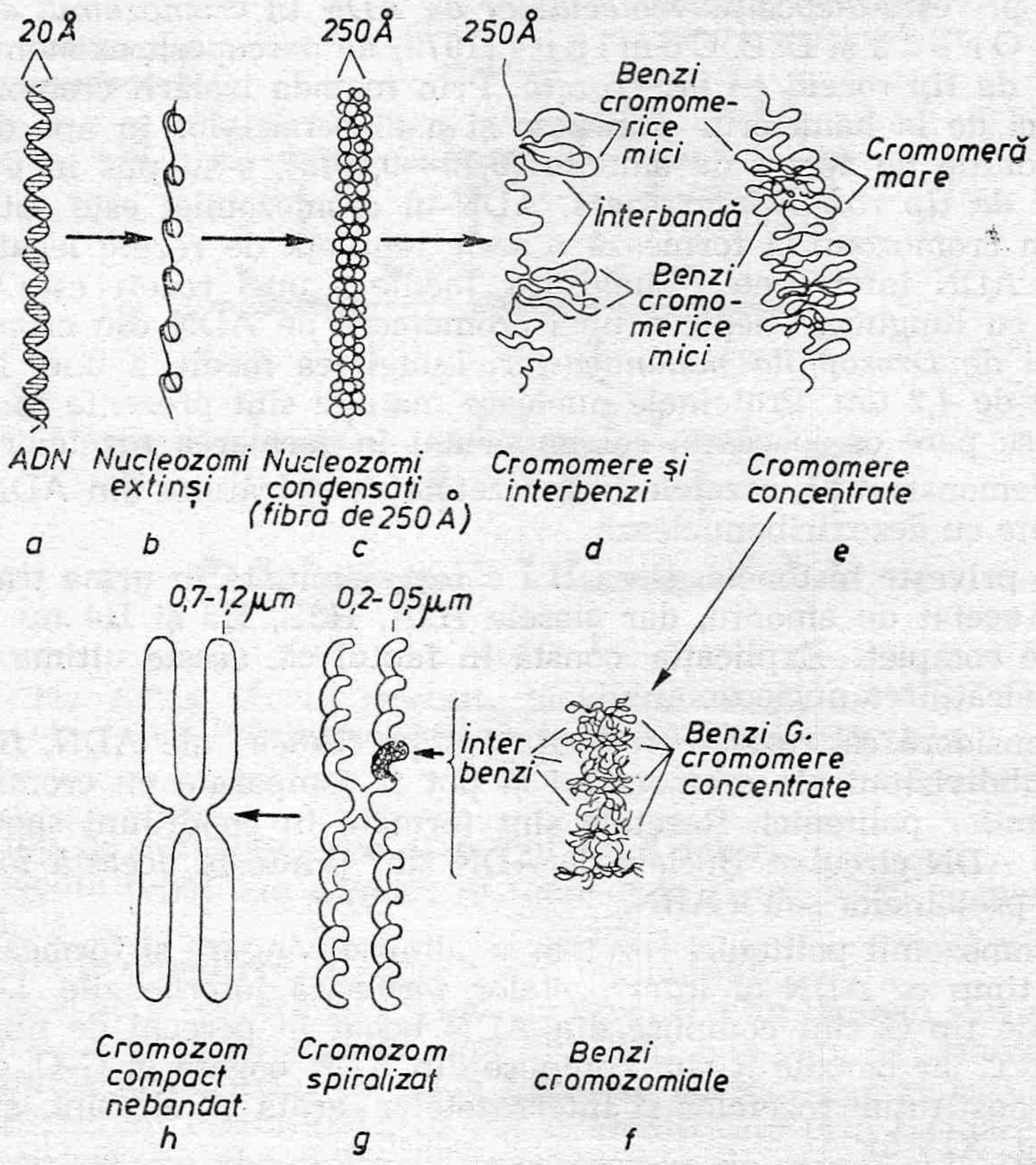


Fig. XIV.5. Modelul structurii cromozomului la mamifere (după C o m i n g s, 1977).

ciclului celular. În general se poate aprecia că histonele îndeplinesc următoarele roluri :

— stabilizează ADN-ul și induc apariția unei structuri terțiare.
— blochează accesibilitatea ADN pentru enzime.
— reprezintă represori generali ai activității genetice, constituind o condiție „sine qua non“ pentru apariția și evoluția organismelor multicelulare.

La toate speciile de plante și animale există 5 fracții de histone ce pot fi separate prin electroforeză pe gel de poliacrilamidă și chiar secvența aminoacizilor este aceeași la histone de la specii foarte îndepărtate, cum sînt de pildă taurinele și mazărea. Aceasta demonstrează origineа foarte veche a histonelor.

Apariția unei structuri terțiare a ADN (superhelix) este unul dintre cele mai importante efecte ale histonelor, fenomen pus în evidență în special, prin difracție a razelor X.

R. D. K o r n b e r g (1974) sugerează că structura cromatinei se bazează pe unități care se repetă cîte două ale fiecărei fracții histonice, cu excepția fracției H1 care se găsește într-un singur exemplar per unitate. O fibră de cromatină este compusă dintr-un număr mare de astfel de subunități care formează un lanț flexibil.

Histonele menținînd o superrăsucire a ADN sînt considerate ca un mecanism general de represie a transcripției. Modificarea histonelor prin fosforilare, acetilare și metilare este în general considerată ca determinînd schimbări în procesul de transcripție a ADN.

Histonele cromozomiale formează cu ADN-ul *nucleohistone*. Ele sînt proteine bazice, care pot fi separate în mai multe subfracții, în funcție de conținutul lor în aminoacizi :

1. Histone bogate în lizină
2. Histone sărace în lizină, sau modeste în conținutul de lizină
3. Histone bogate în arginină și sărace în lizină.

Histonele sînt proteine cu molecule relativ mici, avînd o greutate moleculară cuprinsă între 3 500 și 74 000. Recent s-a identificat secvența aminoacizilor din histona IV (H4), care este aproape identică în timusul de vițel și embrionul de mazăre. Această proteină este formată din 102 aminoacizi, fiind bogată în arginină și glicină.

Histonele prezintă o anumită diversitate după specie și țesut. De pildă histonele plantelor conțin mai puțin din subfracția bogată în arginine, decît histonele animale.

Protaminele sînt proteine bazice, care se găsesc de pildă în sperma unor pești, ele înlocuind histonele.

Rolul genetic al histonelor este de represori ai activității genice, dar numai atunci cînd sînt complexate cu ADN-ul.

Proteine non histonice cromozomiale. Proteinele histonice conțin cantități mari de aminoacizi bazici (arginină, lizină și histidină) în contrast cu cele nonhistonice care au un caracter acid.

Proteinele nonhistonice (cromozomiale) sînt bogate în acid aspartic și acid glutamic, fapt pentru care ele sînt considerate proteine acide. Ele sînt foarte heterogene în funcție de țesut și specie, interacționează cu ADN-ul și modifică procesul de transcripție, stimulînd sinteza de ARNm în sisteme celulare libere. Au o greutate moleculară foarte variată (10 000—150 000 daltoni).

În timp ce proteinele histonice sînt sintetizate în faza S a ciclului celular și sinteza lor încetează odată cu încetarea sintezei de ADN, proteinele nonhistonice sînt sintetizate independent de sinteza ADN, de-a lungul întregului ciclu celular. Ca urmare, s-a demonstrat că non-histonele determină variații ale procesului de transcripție în timpul ciclului celular, în cazul celulelor ce se divid continuu. De aici s-a tras concluzia că aceste proteine nonhistonice au un rol cheie în expresia genelor în timpul ciclului celular. Se pare că ele mediază cuplarea histonelor de ADN. De altfel s-a constatat că în timpul ciclului celular rata fosforilării proteinelor non-histonice variază în limite mari, astfel că diferite clase de astfel de proteine sînt fosforilate selectiv. Experimental s-a constatat că activarea cromatinei pentru sinteza de ARNm este asociată cu o rată mărită a fosforilării proteinelor non-histonice cromozomiale.

În sisteme celulare libere, s-a constatat o stimulare a sintezei de ARN prin adăugarea de proteine nonhistonice fosforilate. Dimpotrivă, eliminarea grupelor fosfat a acestor proteine, a dus la eliminarea efectului stimulant. Deci proteinele nonhistonice au un rol modulant al sintezei de ARN.

Fosforilarea și defosforilarea moleculelor proteice sînt importante mecanisme reglatoare pentru o anumită categorie de clase de proteine, care include enzimele, proteinele membranei, proteinele microtubulilor

și cele ribozomale. Astfel, în ce privește proteinele non-histonice, procesul de fosforilare al lor este corelat cu activitatea genică (sinteza de ARNm), fenomen observat de diferiți cercetători la limfocitele stimulate cu fitohemaglutinină, la globulele roșii aviare în procesul lor de maturare, în stimularea activității genice în celulele prostatei indusă de testosteron, în activarea glandei mamare cu prolactină etc.

Recent s-a constatat că, acțiunea hormonilor steroizi este realizată la nivelul transcripției anumitor gene. Rolul de acceptor al proteinelor nonhistonice a fost bine studiat în cazul cuplării progesteronului (hormon steroid) cu celulele oviductului de la găină. De asemenea, cortizolul este probabil cuplat cu o proteină nonhistonică asociată cu o histonă bogată în arginină.

Diversitatea funcțională a proteinelor non-histonice este ilustrată și de faptul că, printre ele se găsesc sisteme enzimatice complexe foarte variate. Astfel, din acest grup fac parte polimerazele implicate în sinteza și repararea ADN și ARN, enzime implicate în sinteza și degradarea proteinelor, enzime ce modifică acizii nucleici și proteinele prin adăugarea sau eliminarea de grupe metil, fosfat și acetat.

Proteinele nonhistonice sînt capabile să recunoască specific anumite secvențe de nucleotide în ADN. Acest fapt a fost pus în evidență cu o metodă specială prin care cromatina este disociată în ADN, histone și proteine nonhistonice. S-au izolat aceste componente din diferite țesuturi și apoi s-a realizat cromatină hibridă. S-a constatat că ARN-ul sintetizat de cromatina hibridă este identic cu cel din care provenea țesutul respectiv.

ARN-ul cromozomial. În cromozomi se găsește o fracție de ARN complexat cu histone. Acest ARN cromozomial are o moleculă relativ mică, formată din 40—200 nucleotide. El este cuplat cu ADN-ul cromozomial, într-o formă rezistentă la ribonuclează. Prin testul de hibridare moleculară s-a dovedit că formează „hibrizi" cu 2—5% din ADN denaturat, în special cu regiunile cu secvențe de nucleotide redundante. În sfîrșit acest ARN este heterogen, avînd în diferite organe o secvență diferită de nucleotide.

Modelul nucleozomului

Cromozomii eucariotelor sînt alcătuiți dintr-o substanță denumită *cromatină.*

M. F. Wilkins de la King's College (Londra) și *V. Luzzati* la Centrul de genetică moleculară (Paris) au descoperit încă acum 20 de ani prin difracție în raze X că în cromatină există o structură ce se repetă, la distanțe de aproximativ 100 Å. Cromatina este alcătuită din ADN și 5 tipuri de histone. Acestea din urmă se leagă de ADN prin interreacții ionice : mulți aminoacizi din histone au sarcini pozitive, care se asociază astfel cu grupele negative din ADN.

D. R. Hewish și L. A. Bourgoyne de la Universitatea Flinders din Australia de Sud, au descoperit în 1973 că fragmentele de ADN obținute din cromatină asupra căreia s-a acționat cu nucleaze din ficat de șobolan, în gel formează benzi care sînt multiplu de 2, 3, 4 etc. al unei unități de bază. Deci enzima respectivă clivează ADN-ul în regiuni dispuse uniform, la distanțe egale. Însăși macromolecula de ADN este ră-

sucită într-un helix mai mare, cu o distanță dintre gire de 100 Å. Este vorba de *modelul superhelixului* (supercoiled model).

La microscopul electronic, pe baza cercetărilor efectuate de A. L. Olins și D. E. Olins, la Oak Ridge National Laboratory, C. L. F. Woodcock la Universitatea din Massachusetts și P. Chambon la Laboratorul de genetică moleculară al eucariotelor de la Strasbourg, s-a demonstrat că fibra de cromatină se prezintă sub forma unui aranjament linear de corpusculi sferici, cu un diametru de 100 Å, legați între ei prin secvențe de ADN.

Ulterior s-a demonstrat că, nucleozomul este format dintr-o regiune centrală („core particle") alcătuită din 146 perechi nucleotide și un set de 8 molecule histonice (octamer), cîte două din fiecare tip H2A, H2B, H3, H4. Legătura dintre 2 nucleozomi se realizează prin ADN-linker care este complexat cu H1. Acesta reprezintă 20 de perechi nucleotide, cîte 10 la fiecare capăt al regiunii centrale.

Inima nucleozomului (core particle) seamănă cu un cilindru turtit avînd 110 Å în diametru și numai 55 Å înălțime. Dublu helix-ul de ADN formează două răsuciri în jurul octamerului de histone.

H1 este o histonă accesorie în afara nucleozomului și care are un rol în procesul de condensare a fibrei de cromatină. La microscopul electronic fibra de cromatină de 100 Å se răsucește pentru a forma un helix de 300 Å, în care 6 nucleozomi formează o giră. Între gire succesive, distanța este de aproximativ 100 Å. Această structură de 300 Å grosime a fost denumită *solenoid*. Histona H1 mediază această înfășurare a fibrei de 100 Å pentru a forma un solenoid de 300 Å.

La o concentrație ionică slabă, fibra de cromatină are 100 Å însă la o concentrație mai mare ea capătă o structură în zigzag sau de solenoid. Forma de zigzag a fibrei este dată de faptul că molecula de ADN intră și iese dintr-un nucleozom, în locusuri legate strîns de aceeași parte a nucleozomului. Prin mărirea concentrației ionice, regiunile H1 formează un polimer helical, care dă naștere unei forme geometrice de solenoid.

În procesul de formare a nucleozomului are loc condensarea a 166 perechi nucleotide de ADN cu o lungime de circa 600 Å într-o regiune înaltă de 55 Å (raport de condensare de 10/1). Condensarea mai departe a helixului într-un solenoid de 300 Å mărește condensarea de încă 5 ori, ceea ce înseamnă o condensare totală de 1/50 (fig. XIV.6). În cromozomii cei mai condensați în cursul diviziunii celulare raportul de condensare este de circa 5 000, deci circa 100 ori mai mare ca a fibrei de cromatină. Ca urmare se poate considera că fibra de 300 Å prezintă și ea mai departe răsuciri și condensări, dar aceste tipuri nu sînt cunoscute.

Histonele nu sînt direct implicate în expresia informației genetice, dar ele pot facilita schimbări în structura cromozomilor atunci cînd ei devin activi. Recent s-a demonstrat

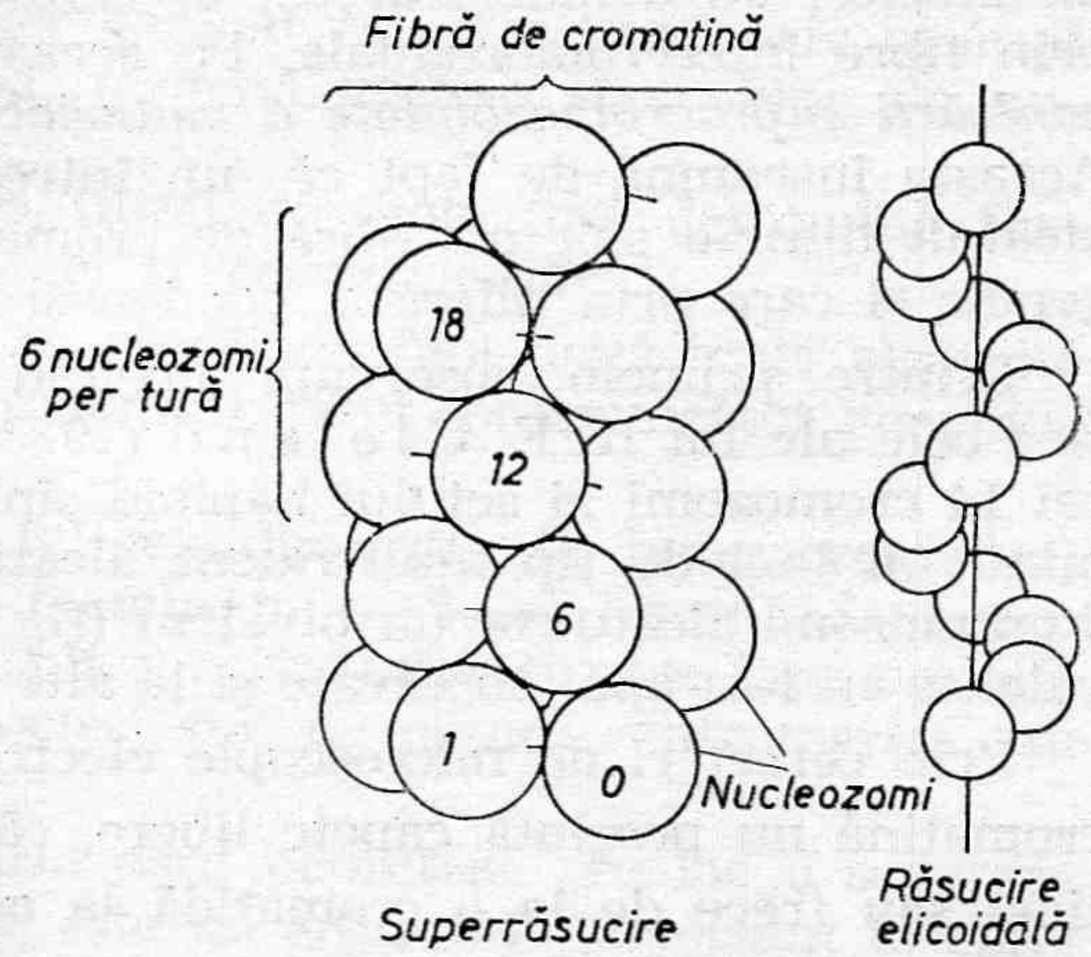


Fig. XIV.6. Modelul nucleozomului.

că, cromatina activă are încă atașate de ea histone și că periodicitatea nucleozomală este menținută. Cromatina activă, conține nu numai histone, dar și proteine non-histonice adiționale, care modifică parțial structura nucleozomului într-o formă deschisă activă.

Asocierea histonelor cu ADN-ul în cromatina eucariotelor a dus la ideea că histonele au un anumit rol în reglajul genetic. Cele 4 histone H2A, H2B, H3, H4, sînt responsabile de formarea „inimii" nucleozomului, ele fiind foarte conservative ca structură. Histona H1 nu este implicată în structura „inimii" nucleozomului, ci în organizarea supranucleozomală a cromatinei. Această histonă (H1) afectează nivelul de condensare a cromatinei și respectiv a cromozomului, determinînd activitatea diferențiată a genelor. Ca urmare, histona H1 a fost inclusă în clasa de proteine ce intervin în reglajul genetic al eucariotelor.

V. A. Berdnikov (1981) a demonstrat de pildă că histona H1 prezintă o mare heterogenitate la diferite specii de păsări și chiar în diferite țesuturi. S-a constatat că, H1 este alcătuită din mai multe fracții proteice diferite prin greutate moleculară și care își aduc o contribuție variată la alcătuirea proteinei H1 în diverse țesuturi și la diverse specii. Mai mult, s-a constatat că spectrul fracțiilor ce alcătuiesc histona H1 se poate schimba și în cursul ontogeniei.

În concluzie, se poate afirma că, schimbările ce afectează histona H1 constituie un factor ce influențează reglajul activității genelor. De asemenea, schimbarea spectrului fracțiilor proteice ce intră în alcătuirea histonei H1 în diverse populații, determină schimbarea gradului de condensare a cromatinei și respectiv influențează activitatea genelor. Ca urmare se poate afirma că, variația structurii histonei H1 este implicată și în procesul de speciație.

Organizarea supracromozomială a materialului genetic la eucariote. Încă în 1970 E. J. DuPraw a elaborat *modelul fibrei de cromatină pliată.* În conformitate cu acest model, cromatina este alcătuită dintr-o singură moleculă de ADN complexată cu proteine, pliată longitudinal și transversal.

Cercetări ulterioare de microscopie optică și electronică, de microchirurgie a cromozomilor izolați din celule vii în metafază, precum și analiza statistică a distribuției neîntîmplătoare a cromozomilor în plăcile metafazice, au demonstrat că, în celule cromozomii sînt legați între ei prin fibre intercromozomiale. Pe această bază s-a elaborat *modelul organizării supracromozomiale a materialului genetic în celulele eucariote.* Aceasta înseamnă de fapt că, un întreg set haploid de cromozomi este alcătuit dintr-o singură fibră de cromatină gigant, pe care sînt dispuse genele și care prin pliere și condensare dă naștere cromozomilor.

Printre primele observații privind organizarea supracromozomială, sînt cele ale lui R. E. Cleland (1923) la *Oenothera lamarckiana* unde cei 14 cromozomi ai setului haploid sînt legați în meioză cap la cap formînd un inel de tip multivalent alcătuit din 12 cromozomi iar ceilalți 2 cromozomi alcătuiesc un bivalent (fig. XIV.7). Astfel de asociații multivalente au fost apoi observate și la alte specii de plante și animale.

Prin cercetări de microscopie electronică s-a demonstrat că, fibra de cromatină nu prezintă capete libere, că ea se introduce în capul cromatidei sau trece de la o cromatidă la alta, asigurînd astfel continuitatea între cromozomi.

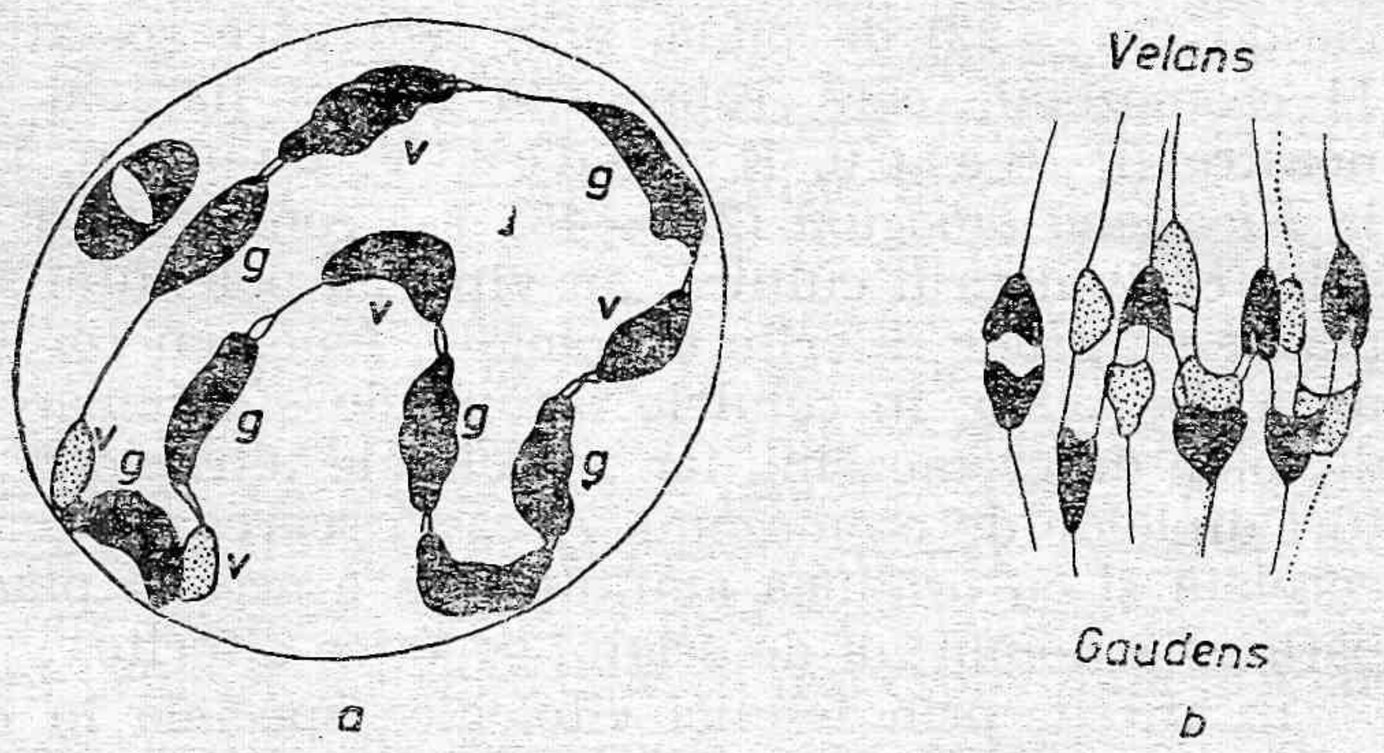


Fig. XIV.7. Organizarea supracromozomială a materialului genetic la *Oenothera lamarckiana*, la care cei 14 cromozomi ai complementului formează un inel alcătuit din 12 cromozomi, iar ceilalți doi alcătuiesc un bivalent (a). Cele două grupe de gene care determină fenotipuri distincte se numesc gaudens și velans (b) (după C l e l a n d, 1923).

La microscopul optic s-a reușit de asemenea evidențierea de fibre intercromozomiale. Cercetările noastare (V. S t o i a n, P. R a i c u, R. G o r e n f l o t, 1976) au evidențiat, cu ajutorul unui tratament cu 4-aminouracil, asociații mitotice între cromozomii non-omologi de la *Vicia faba*. Fibrele care asigură legătura dintre cromozomi sînt constituite din ADN și proteine bazice, adică au aceiași alcătuire cu a materialului genetic din cromozomi. Cu ajutorul microscopului cu baleaj, s-a observat că, aceste fibre intercromozomiale sînt stabile și sînt capabile să se mențină chiar după izolarea cromozomilor.

Prin experiențe de microchirurgie (G. C. H o s k i n s, 1968) s-a reușit scoaterea cu ajutorul unui microac din celule vii umane în metafază, cromozomii prinși unul de altul prin legături la nivelul centromerilor. Aceste legături sînt realizate cu fibre de cromatină.

În sfîrșit, analiza statistică a poziției cromozomilor în plăcile metafazice a demonstrat că atît la plante cît și la animale, cromozomii sînt dispuși în anumite regiuni ale celulei și că poziția lor este relativ constantă. De pildă, la *Mesocricetus newtoni* s-a demonstrat (P. R a i c u, B. V l ă d e s c u și M. K i r i l l o v a, 1969) că, perechile 3 și 9, precum și cromozomii X și Y au o poziție periferică, în timp ce perechile 16, 17 și 18 sînt plasați în regiunea centrală a plăcii metafazice.

B. C h i a r e l l i și A. B r ø g e r (1978) au elaborat recent un model de organizare supracromozomială a materialului genetic la eucariote, care consideră că :

— materialul genetic al unui set haploid de cromozomi este alcătuit dintr-o singură fibră de cromatină, formată dintr-o succesiune de nucleozomi.

— condensarea și împachetarea fibrei de cromatină determină formarea eucromatinei, heterocromatinei și cromozomilor.

— în celula eucariotă diploidă se găsesc de fapt două inele alcătuite din cele două seturi haploide de cromozomi, unul corespunzător genomului matern și altul celui patern.

— fibrele de cromatină (în special cele din regiunile heterocromatice) sînt atașate în locusuri specifice de membrana nucleară internă, fapt care determină poziția cromozomilor în placa metafazică și care face posibilă replicarea lor asincronă. Aceste asocieri sînt de natură centromerică sau telomerică.

Existența *segregării somatice* prin care în mitoză are loc o separare exactă a genomurilor dintr-o celulă, este un argument important în sprijinul organizării supracromozomiale a materialului genetic. La *Cycas re-*

voluta ($2n = 22$) de pildă, prin segregare somatică se produc celule cu 11 cromozomi, care reprezintă un set haploid complet. În cercetările noastre (P. Raicu, E. Badea, V. Stoian, L. Gregorian, 1981) la *Nicotiana tabacum* ($2n = 48$), s-a constatat că prin diferențierea calusului obținut prin cultura „in vitro" a polenului sau a măduvei, se obțin plante cu grade diferite de ploidie, fenomen corelat cu segregarea genomică. De pildă, în celulele octoploide s-a remarcat formarea a 4 grupe diploide de cromozomi, iar în celulele tetraploide, segregarea a două seturi diploide de cromozomi. Această segregare genomică de la tutun este corelată și cu originea amfidiploidă a acestei plante, care determină separarea genomurilor de origini genetice diferite.

În sfîrșit, prin tehnici citologice speciale în care se evită pretratamentul cu colchicină și tratamentul hipotonic, precum și fixarea brutală a materialului, s-au diferențiat la cîteva specii de rozătoare (*Mesocricetus auratus, Cricetus cricetus, Cittelus cittelus, Rattus rattus* și *Mus musculus*), configurații metafazice radiale, în care cromozomii sînt legați prin fibre intercromozomiale și plasați cu centromerii spre interior unde se prind de fibrele fusului nuclear (V. Stoian, R. Gorenflot, P. Raicu, S. Siljak-Yakovlev, D. Cartier, D. Duma, L. Gavrilă, D. Mureșan, 1983). De asemenea la *Vicia faba* și *Allium cepa* s-au evidențiat blocuri heterocromatice telomerice în interfază, localizate la periferia nucleului interfazic și profazic. Aceasta constituie un argument privind atașarea cromozomilor prin regiuni heterocromatice telomerice și centromerice la membrana nucleară internă.

În concluzie, se poate considera că, organizarea supracromozomială a materialului genetic constituie o realitate, un nivel superior și necesar de organizare a cromozomilor în celula de tip eucariot.

Cîmpul cromozomial. Conceptul de cîmp cromozomial a fost elaborat de A. Lima de Faria (1980) și în conformitate cu el, fiecare cromozom este un element cu o înaltă organizare. Cromozomul este o structură ierarhică în care centromerul și telomerele apar ca organizatori. Fiecare genă are o poziție optimă în cîmpul cromozomial dintre centromer și telomer, poziție care se cheamă *teritoriul genei.* Genele sînt prevăzute cu sensori care recepționează semnalele din regiunile centromerice și telomerice. Ca urmare, genele pot fi clasificate în *centroni* (aproape de centromer), *teloni* (aproape de telomer) și *medoni* (în regiunea mediană). De exemplu, teloni sînt genele pentru ARNr de 18S și 28S.

Restructurările cromozomiale pot fi clasificate în funcție de corelația lor cu cîmpul cromozomial. Cel mai puțin afectează cîmpul cromozomial restructurările naturale cum sînt cele de tip robertsonian care implică un întreg braț cromozomial.

Cromozomii primari și secundari. A. Lima de Faria (1976) a emis ipoteza că la începutul procesului de evoluție a eucariotelor a fost suficientă cîte o singură pereche din fiecare tip de cromozom indispensabil pentru existența și funcționarea organismelor. De pildă un cariotip primar este alcătuit dintr-o pereche de cromozomi ai sexului, o pereche de cromozomi nucleolari și o pereche de cromozomi cu noduli (knobs). Ulterior, în procesul evoluției au apărut *cromozomii secundari* prin duplicația sau translocația celor primari. Astfel, este cunoscut exemplul cromozomilor nucleolari care pot exista într-un număr de 2—3 copii la diferite specii de plante, iar la om chiar în 5 copii (perechile de cromozomi 13, 14, 15, 21 și 22).

Cariotipul eucariotelor constă astfel din *cromozomi primari* care conțin genele cu funcțiile de bază, indispensabile, și *cromozomi secundari* care au apărut mai tîrziu și care conțin aceleași gene duplicate, precum și alte gene care au apărut mai tîrziu prin evoluție divergentă.

La plante există specii care au numai $2n = 4$, ca de pildă *Haplopappus gracilis* și *Brachycome lineariloba*, iar altele care au $2n = 6$ cum sînt *Crepis capillaris* și *Ornithogalum virens*. Și la animale sînt cunoscute specii cu $2n = 4$, cum este *Ascaris megalocephala* dar cromozomii acestei specii au centromeri multipli. La specia *Culex pipiens* cu $2n = 6$, există deci numai 3 cromozomi diferiți, dar de tip convențional, adică cu cîte un centromer și cîte două telomere. Se pare deci că, plantele pot exista cu numai doi cromozomi primari, iar animalele cu trei cromozomi primari.

Mai mult, eucariotele derivă din procariote care posedă numai un singur cromozom. Din cauză că, cromozomii nu se formează „de novo", fiecare cromozom de la eucariote conține gene și segmente de ADN care s-au găsit inițial în *cromozomul ancestral*. De aceea, deși au apărut în timp noi gene adăugate la cele ancestrale, în cromozomii eucariotelor se mai găsesc copii ale genelor ancestrale constituind *regiuni dorminde sau relicte*. De pildă, la cromozomii de la porumb și secară în cazul inactivării centromerului, funcția sa este preluată de telomere care asigură migrarea cromozomilor la polii celulei cu mare eficiență.

Fiecare cromozom secundar a fost la origine o copie a unuia primar sau a unui segment al său.

Cromozomii sexului sau cei nucleolari pot fi identificați la diverse specii ca avînd nu numai același fenotip dar și aceleași gene. De pildă genele sex-linkate la om, sînt sex-linkate și la alte mamifere. La fel genele ce determină sinteza ARNr de tip 18S și 28S se găsesc în regiunea organizatorului nucleolar la toate speciile studiate pînă în prezent. Se poate conchide că, fiecare cromozom de tip eucariotic are cel puțin un centromer și 1—2 telomere, adică au o structură similară la plante și animale (fig. XIV.8).

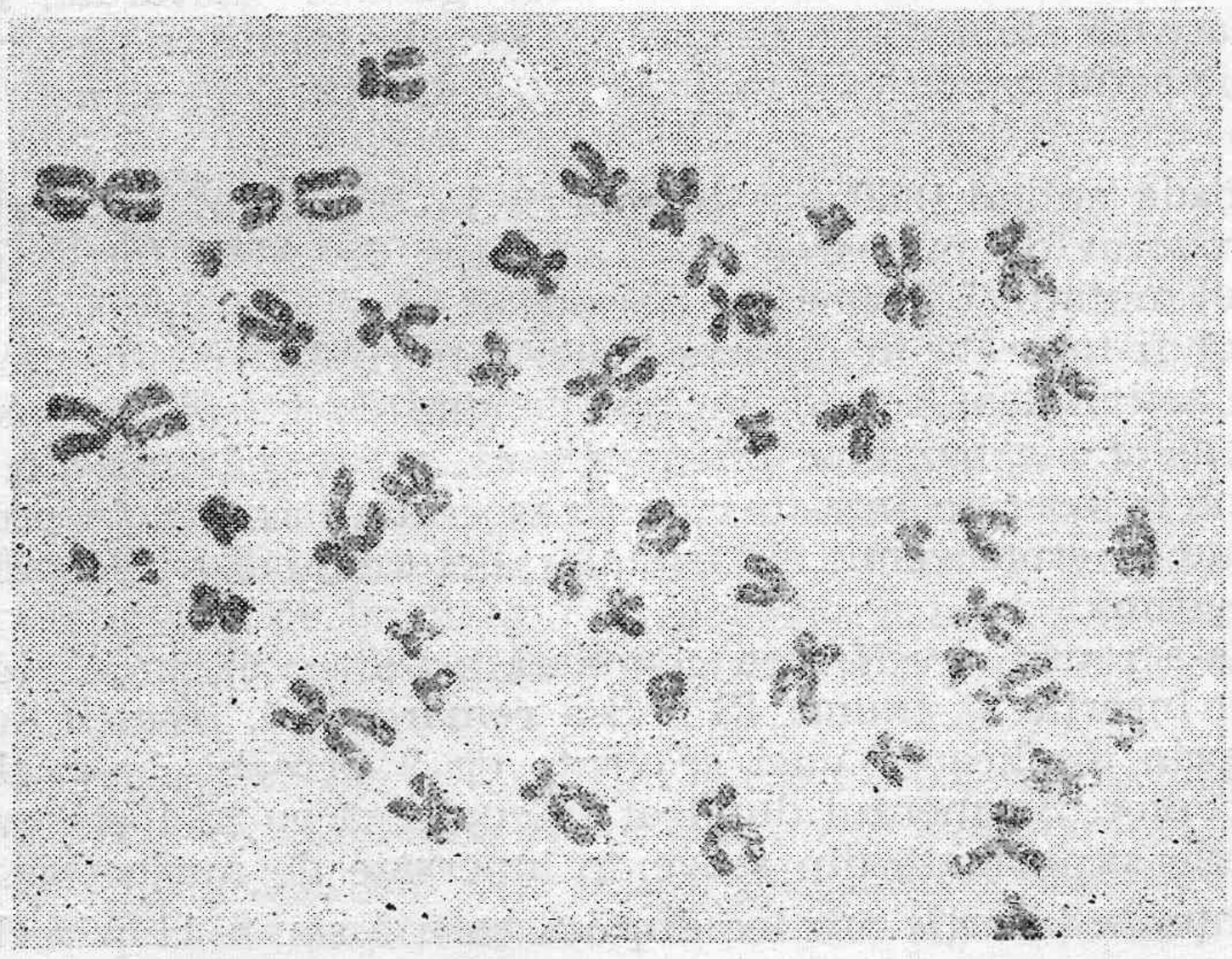


Fig. XIV.8. Cromozomii metafazici umani.

Pornind de la similitudinea cromozomilor privind centromerul și telomerele, se poate presupune că la origine cromozomii au fost foarte asemănători și în ce privește alte regiuni cromozomiale. De pildă, s-a constatat că amfibianul *Ambystomae* și plantele *Trillium* și *Fritillaria*, separate prin milioane de ani de evoluție, prezintă un același model de distribuție a regiunilor sensibile la temperaturi scăzute. Se poate conchide că, fiecare tip de genă sau segment cromozomial are tendința de a ocupa aceeași regiune în cromozomul eucariotic, indiferent de poziția filogenetică a speciei studiate. Astfel, regiunile sensibile la temperaturi scăzute sînt dispuse în regiunile proximale, aproximativ la aceeași distanță de centromer. În mod similar regiunile organizatoare nucleolare ocupă regiunile distale ale cromozomului, dar separate de telomere și aproape exclusiv pe brațul scurt. În sfîrșit, distribuția nodulilor (k n o b s) este preferențială pentru regiunea telomerelor și total absentă pentru cea a centromerelor.

Elemente genetice transpozabile

În ultima vreme a devenit evident că, pe lîngă mecanismele clasice de recombinare genetică, există și o *recombinare genetică nelegitimă*, prin care sînt legate împreună segmente de ADN care n-au omologie sau au o omologie redusă. Acest proces joacă un rol semnificativ în organizarea materialului genetic și în reglajul expresiei sale. Acest tip de recombinare nelegitimă este efectuat de *elemente genetice transpozabile* ce pot fi definite ca segmente discrete de ADN care au capacitatea de a se mișca în jurul cromozomilor. Elementele genetice transpozabile au fost descoperite la plante, dar ele se găsesc și la animale, precum și la bacterii.

Barbara McClintock (1941) a descoperit fenomenul acesta la *Zea mays*, la care a studiat moștenirea culorii și distribuția pigmentației la plante și în boabe. Variegarea boabelor este rezultatul unor *elemente de control* care se pot mișca din loc în loc la diferiți cromozomi, determinînd funcția sau nonfuncția expresiei genelor alăturate. În locusul unde se plasează elementele de control, genele alăturate sînt rearanjate. Pot avea loc astfel modificări mai mici sau mai mari în structura cromozomilor.

În perioada anilor 1960 s-a descoperit la *E. coli* un tip particular de mutații, provocat de inserarea unui segment de ADN într-o genă care suferă astfel mutații. Ulterior s-a descoperit că și alte tipuri de segmente de ADN pot fi inserate în diverse gene, întrerupînd continuitatea lor și blocîndu-le activitatea. Acestea au fost denumite *secvențe de inserție* (IS). Descoperirea lor s-a bazat pe observația că, un număr mic de segmente de ADN pot fi inserate într-un număr mare de locusuri în cromozomul bacterian sau în cromozomii eucariotelor, determinînd o recombinare genetică nelegitimă.

Recent s-a reușit descifrarea completă a secvenței nucleotidelor la o secvență de inserție și anume IS 1. S-a remarcat că, inserția lui IS 1 se realizează prin duplicarea unei secvențe de 9 perechi de nucleotide în ADN-ul receptor. Segmentul duplicat se cuplează cu IS 1 și devine adiacent cu coada sa formată din secvențe inversate de nucleotide. În cazul altor secvențe de inserție are loc duplicarea a 5 sau a 11 perechi de nucleotide în ADN-ul receptor.

Secvențele de inserție sau transpozonii determină funcționarea sau nonfuncționarea genelor adiacente locusului în care sînt inserate. Se pare că, sinteza numeroaselor tipuri de imunoglobuline de către un număr restrîns de gene inițiale, se realizează cu ajutorul transpozonilor care diversifică genele inițiale. În cursul diferențierii celulare, are loc o funcționare diferențiată a genelor într-o anumită ordine în timp și spațiu, fenomen realizat în mare măsură prin recombinarea genetică nelegitimă.

La eucariote, transpozonii Tyl la drojdia de bere și „copia" la *Drosophila melanogaster*, nu prezintă o mare specificitate pentru inserția în anumite locusuri. Ca urmare, ei pot fi practic inserați în orice locus și pot activa funcționarea oricărei gene din vecinătate. Prin aceasta ei pot conferi un avantaj selectiv organismului respectiv. La drojdii, de pildă, s-a demonstrat că, activarea genei *His 4 C* se datorește asocierii sale cu elemente genetice transpozabile, care o flanchează. La fel, la *Drosophila melanogaster* activarea genei *white — apricot* este asociată cu elementul genetic transpozabil „*copia*". Se pare că și în unele forme de cancer la mamifere, rearanjamentele cromozomiale caracteristice sînt mediate de elemente genetice transpozabile.

De asemenea, elementele genetice transpozabile, prin migrarea lor dintr-un locus în altul și prin recombinarea genetică nelegitimă pe care o provoacă, au un rol și în procesele de speciație și respectiv de evoluție a organismelor. Ele pot determina printre altele, asamblarea unor segmente de ADN disparate, non-omoloage, și apariția unor gene noi, cu structură și funcții diferite.

Studiul recent al elementelor genetice transpozabile arată că, organizarea ADN în cadrul genomului, este mai puțin constantă decît s-a crezut pînă acum și că prin aceste rearanjamente și recombinări nelegitime, se contribuie la realizarea adaptării organismelor și a evoluției lor.

Structura moleculară a genei la eucariote

În timp ce la procariote, gena are o structură continuă fiind constituită dintr-o secvență de nucleotide informaționale, la eucariote gena este alcătuită din „bucăți" informaționale și non informaționale. Astfel la bacterii, cele cîteva milioane de perechi de nucleotide care alcătuiesc cromozomul bacterian, constituie cele circa 3 000 de gene ale genomului.

La eucariote există o cantitate mult mai mare de ADN decît cea care intră în alcătuirea genelor. O parte este reprezentată de ADN-ul repetitiv, iar alta este cea care separă genele sau constituie regiuni noninformaționale în interiorul genelor.

Studiul genei ovalbuminei, proteină formată dintr-un lanț de 386 aminoacizi, a contribuit considerabil la cunoașterea structurii genei la eucariote. Astfel ovalbumina este sintetizată numai de celulele glandei tubulare a oviductului de la găină. Diferențierea celulelor respective precum și expresia genei ovalbuminei sînt controlate genetic de către hormonii sexuali femeli.

În celulele respective ale oviductului, circa 50% din ARNm total este un ARNm al genei ovalbuminei. Acest ARNm al ovalbuminei este alcătuit din 1 872 nucleotide, din care 1 158 codifică cei 386 aminoacizi ai proteinei, 47 nucleotide constituie secvența leader (L) la capul 5′ al ARN, iar 650 de nucleotide nu sînt translate la capul 3′ al moleculei de ARN.

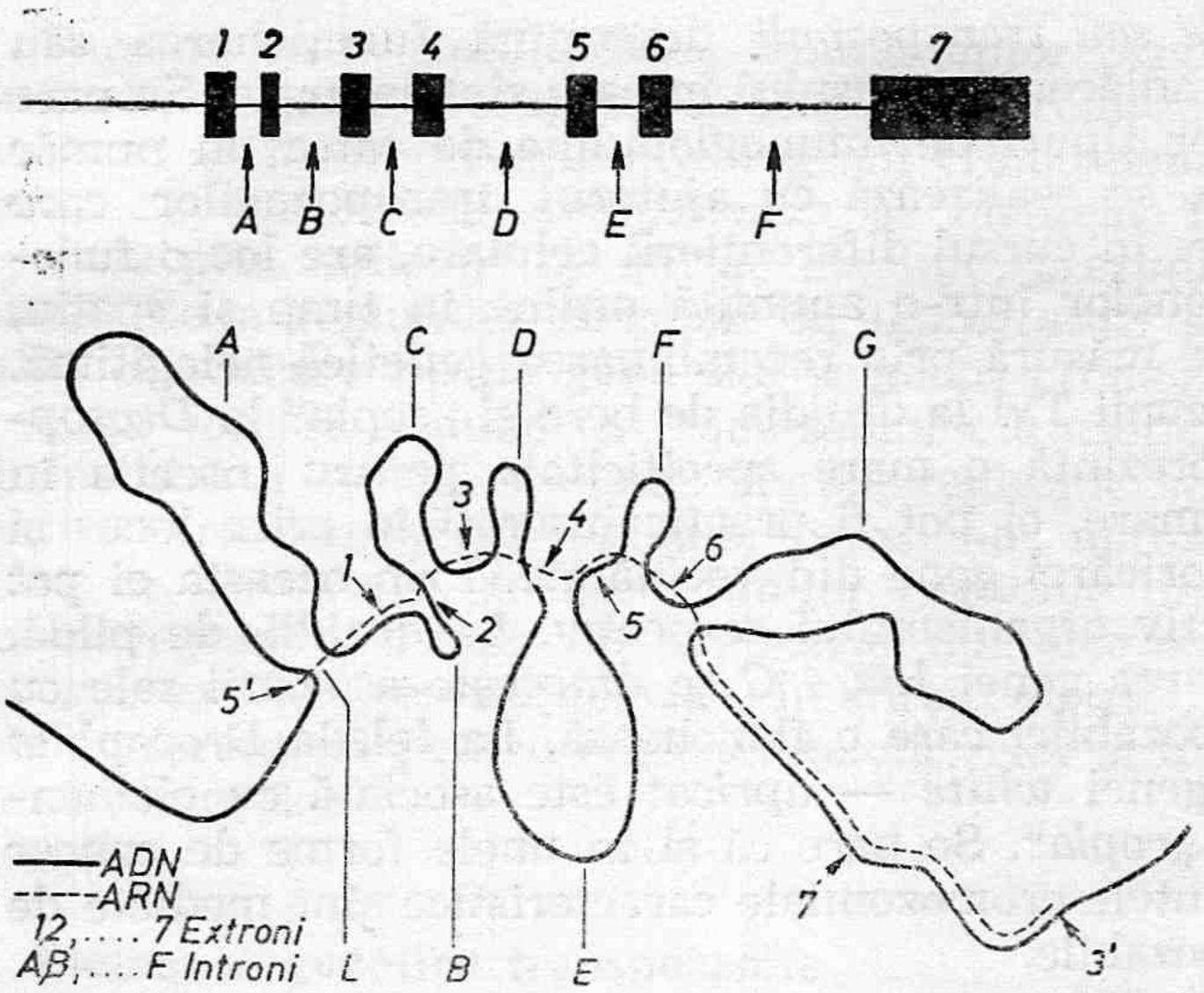


Fig. XIV.9. Structura moleculară a ovalbuminei de la găină formată din alternarea extronilor cu intronii (sus). Hibridul molecular între o catenă de ADN a genei ovalbuminei și ARNm al aceleiași gene; intronii formează 7 bucle neavînd catenă complementară în ARNm (jos).

ARNm al ovalbuminei a fost copiat cu ajutorul enzimei revers transcriptaza pentru a forma o catenă complementară de ADN, iar aceasta cu ajutorul ADN polimerazei a fost copiată pentru a forma ADN dublu catenar. Aceasta este de fapt o genă artificială a ovalbuminei. Din comparația cu gena din genomul celulelor oviductului s-a constatat că cele 2 gene nu sînt identice. Astfel în gena naturală există secvențe de ADN care nu sînt reprezentate în ARNm al genei și nici în gena artificială. Ulterior s-au realizat hibrizi moleculari între gena naturală și ARNm și s-au studiat la microscopul electronic. S-a constatat că, hibridizarea se realizează numai în anumite porțiuni și că 7 secvențe de nucleotide din ADN nu au corespondent în ARNm, formînd 7 bucle monocatenare. Aceștia sînt de fapt 7 introni care nu sînt translați în ARNm. Gena propriu-zisă este alcătuită din 8 extroni, separați de cei 7 introni (figura XIV.9).

Lungimea totală a genei oviductului este de circa 7 700 perechi nucleotide, fiind deci de circa 4 ori mai lungă decît ARNm precursor (1 872 nucleotide) și de circa 7 ori mai lungă decît ARNm matur translat în proteine (1 158 nucleotide).

În general, genele de tip eucariot sînt alcătuite din „bucăți", intronii fiind de regulă mai lungi ca extronii. O altă genă de la găină și anume gena ovotransferinei conține 16 introni, iar o genă de la șoarece este de circa 2 ori mai lungă decît ARNm corespunzător.

O excepție la eucariote o constituie genele care nu prezintă introni cum sînt genele histonelor și ale interferonului. De asemenea genele pentru ARNs sînt formate din bucăți, dar intronii sînt foarte mici.

Transcripția genei ovalbuminei se realizează astfel : mai întîi are loc sinteza unui *ARNm precursor*, care constituie de fapt o copie complementară a întregii gene (extroni și introni), deci un ARNm de circa 7 700 nucleotide. Eliminarea intronilor se realizează în două etape : în prima sînt eliminați 5 introni (A, B, C, D, G) iar în etapa a doua sînt eliminați ceilalți doi (E și F). Înainte însă de eliminarea intronilor, are loc o modificare a ARNm precursor prin adăugarea unei guanine metilate la capul

5′ al moleculei și prin adăugarea mai multor nucleotide ce conțin adenină (poli-A). Toate aceste procese au loc în nucleu, astfel că în citoplasmă migrează *ARNm matur*, la care au fost eliminați intronii. Eliminarea intronilor se realizează cu ajutorul unor enzime capabile să rupă molecula de ARNm în anumite locusuri.

În ce privește evoluția, se consideră că extronii se modifică relativ lent în special prin mutații punctiforme, în timp ce intronii evoluează mai rapid prin inserții și deleții de extensii variabile. Astfel de fenomene cum sînt inserția și deleția probabil că afectează și extronii, dar genele respective devenind astfel nefuncționale sînt eliminate de selecția naturală.

Referitor la mecanismul de apariție al genelor formate din bucăți, se pare că crossing-overul inegal a avut un rol major. Pe această cale apar printre altele duplicații ale genelor cu rol major în evoluție. Duplicația poate explica însăși apariția genelor din bucăți. Astfel printr-o duplicație s-au putut realiza inițial două copii ale unei gene, copii separate printr-o secvență de nucleotide non-informațională. Cele două copii au putut apoi fuziona, astfel că ele au devenit o singură unitate de transcripție, adică o genă care include și un intron. În felul acesta au apărut gene mai mari, care codifică proteine mai complicate. Unele cercetări privind gena ovotransferinei de la găină care are 17 extroni, arată că ea ar fi evoluat prin duplicație și fuzionare a unei gene ancestrale care avea 7 sau 8 extroni.

Crossing-overul inegal intragenic a putut determina amplificarea unor extroni în cadrul unei gene. Acest fenomen se pare că a avut loc în procesul de apariție al genei ce codifică regiunea constantă a catenei grele de imunoglobulină, genă care cuprinde mai mulți extroni omologi.

Desigur că în prezent este dificilă recunoașterea acestor duplicații, deoarece în cursul evoluției au avut probabil loc numeroase mutații care au modificat fundamental secvențele de nucleotide.

Această structură a genei, în care alternează extroni și introni, poate fi explicată prin aceea că, la eucariote pentru apariția de noi gene și respectiv noi funcțiuni au fost necesare încercări repetate de duplicații a genelor, din care unele nereușite. Astfel, fuziunea în tandem a două copii ale unei gene a devenit posibilă datorită prezenței unor secvențe non-informaționale ce flanchează regiunile informaționale. Într-adevăr, fuziunea în tandem a două regiuni informaționale are foarte puține șanse de a conduce la apariția unei gene unice funcționale în condițiile în care începutul celei de a doua trebuie să cadă exact la sfîrșitul primei. Secvențele de nucleotide ce flanchează regiunile informaționale permite ca această cuplare să se facă fără prea multă precizie și deci cu șanse mari de succes. Rezultă deci o genă formată din doi extroni între care se încadrează o regiune non informațională (intron).

Gena ce codifică regiunea constantă a catenei grele la imunoglobulina gamma 1 de la șoarece cuprinde 4 regiuni informaționale (extroni) și 4 regiuni non-informaționale (introni). Cele 4 regiuni informaționale (extroni) notate Ex. C_1, Ex. C_2, Ex. C_3 și Ex. H sînt constituite astfel : primele 3 sînt alcătuite din cîte 330 nucleotide ce codifică fiecare cîte 110 aminoacizi și care au o structură similară rezultînd din duplicația catenei ancestrale, similară cu beta 2-microglobulina ; a patra regiune este mai mică, fiind formată din 40 nucleotide și plasată între Ex. C_1 și Ex. C_2. Ea codifică o scurtă secvență de aminoacizi în catena grea a imunoglo-

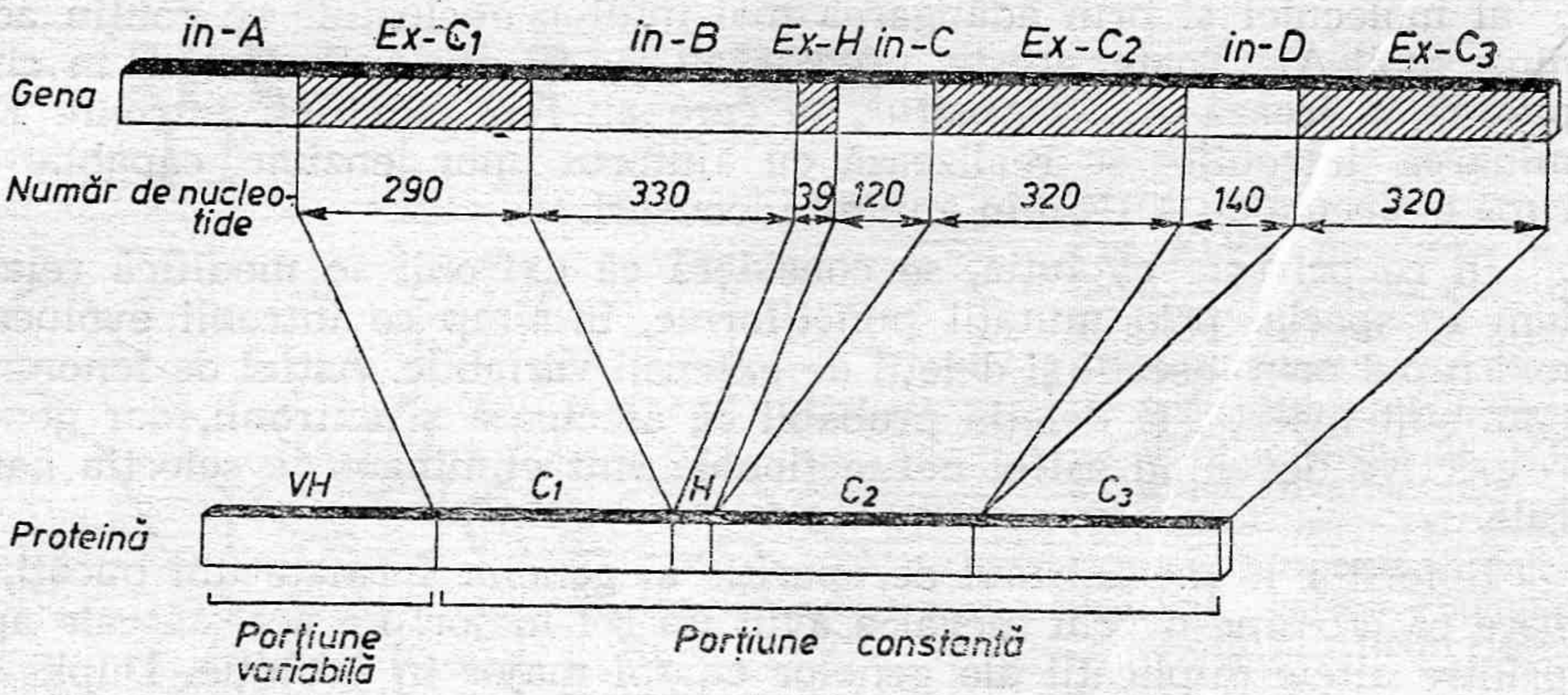


Fig. XIV.10. Structura genei ce determină sinteza catenei grele de imunoglobulină.

bulinei şi care constituie o zonă de articulație a catenei, în care ea suferă o răsucire puternică. Această porțiune H este probabil copia unei secvențe semnal care controla excreția proteinelor, adică eliminarea lor din celulă (fig. XIV.10).

În ce privește beta 2-microglobulina, ea este o proteină asociată moleculelor care marchează la suprafața celulelor identitatea imunologică a țesuturilor. Secvența de aminoacizi a acestei proteine de tip antigenic este similară cu unitatea de bază a moleculei de imunoglobulină care asigură apărarea imunologică (anticorpii). Aceasta înseamnă că, funcția anticorpi a imunoglobulinei, rezultă din funcția antigenică a beta 2-microglobulinei (antigen de histocompatibilitate).

În ce privește moleculele de imunoglobulină ele sînt tetrameri, adică provin prin asocierea a 2 catene grele și 2 ușoare. Atît în cele grele cît și în cele ușoare, unitatea de bază este o secvență de 110 aminoacizi, repetată de 2 ori în catenele ușoare și de 4 ori în cele grele. Se poate deci spune că, dintr-o genă avînd o funcție antigenică a rezultat prin duplicație o genă cu o funcție anticorpi, deci o funcție complet nouă.

Duplicația genelor se realizează prin două mecanisme de bază :

1. poliploidizarea întregului genom

2. crossing-overul inegal între o pereche de cromozomi, prin care unul dintre cromozomi posedă cele două gene alele, iar celălalt niciunul.

Astfel genele ce determină sinteza catenelor gamma (γ) și delta (δ) ale hemoglobinei, rezultate prin duplicarea genei beta (β), sînt dispuse în tandem pe cromozom în ordinea următoare : gamma, delta și beta. Aceasta înseamnă că, duplicația s-a produs prin crossing-over inegal. Din contră, gena ce determină sinteza catenei alpha (α) rezultată tot prin duplicația genei beta (β), este situată pe un alt cromozom. Aceasta înseamnă că duplicația în acest caz s-a realizat prin poliploidizare.

La fel, genele ce codifică diferitele regiuni ale catenei grele de imunoglobulină, sînt plasate în tandem pe un cromozom, în timp ce genele ce codifică catena ușoară se găsesc plasate pe alt cromozom, ele fiind deci rezultatul poliploidizării.

Poliploidizarea a avut un rol important în evoluție la plante, la animalele nevertebrate cu determinism genic al sexelor și chiar la vertebratele inferioare. De pildă, într-o familie de broaște există specii diploide

cum este *Odontophrynus cultripes* care posedă $2n = 22$ cromozomi, specii tetraploide cum este *O.americanus* cu $2n = 44$ și chiar o specie de broaște uriașe care se hrănesc cu rozătoare și care sînt octoploide *Ceratophrys dorsata* ($2n = 104$).

La pești s-a observat de asemenea, în special la salmonide și ciprinide, că a avut loc un proces de tetraploidizare, urmat apoi de o diploidizare. Aceasta înseamnă că cei 4 cromozomi omologi, sînt distribuiți individual în gameți diferiți. S-a demonstrat de pildă că, în timp ce mamiferele posedă 3 gene pentru catenele A, B și C ale enzimei lactat dehidrogenaza, somonii și păstrăvul au 6 gene : A și A′, B și B′, C și C′. Aceasta înseamnă că prin poliploidizare apar noi gene. La vertebrate cele mai numeroase experiențe de poliploidizare ale naturii s-au făcut la pești și amfibieni, în timp ce evoluția spre mamifere s-a realizat nu prin noi duplicații ale genelor ci prin diferențierea copiilor unor gene.

O altă problemă interesantă privind genele eucariotelor, este că mutațiile pot afecta nu numai extronii, ci și intronii. Astfel gena ce determină sinteza citocromului b este alcătuită din 5 extroni între care se găsesc 4 introni. Mutantele intronice prezintă întotdeauna deficiențe în funcția genei respective, diferite de cele provocate de mutațiile extronice. Aceste mutații intronice, determină blocarea diferitelor trepte în unirea extronilor și sinteza de ARNm.

P. **S l o n i m s k y** (1981) a propus un nou element pentru expresia genei la eucariote denumit „ARN-ghid“, al cărui rol ar fi de a alinia segmentele extronilor într-o moleculă de ARNm normală și completă. Acest ARN-ghid, ar fi deci un precursor al ARNm.

O altă ipoteză privind originea genelor din „bucăți“ este că ele au fost asamblate prin adiția unor extroni răspîndiți în întreg genomul, fiecare dintre ei codificînd inițial o altă proteină.

Aparatul care împarte gena în bucăți există la toate eucariotele, astfel că, se poate admite că el a existat și în prima celulă eucariotă. Mai mult, unii cercetători consideră că aparatul respectiv a existat și înaintea apariției eucariotelor, eventual chiar înaintea membranei celulare. După cercetări mai noi ARN-ul a fost materialul genetic primar în sistemul de replicare precelular. Existența unui astfel de aparat era avantajoasă deoarece permitea sinteza unor molecule variate prin tăierea în bucăți a unei singure molecule de ARN. De altfel, se consideră că procariotele actuale, care nu posedă acest mecanism, nu sînt reprezentate printre cele ancestrale, care au permis apariția eucariotelor, acum circa 2 miliarde de ani.

La eucariote, aparatul de împărțire și asamblare al genelor s-a rafinat și organismele au evoluat astfel că sinteza unui ADN suplimentar non-informațional, nu mai are o semnificație deosebită în ce privește consumul de energie necesar acestei sinteze.

Pe această bază s-a emis ipoteza că genele primitive erau alcătuite din „bucăți“. În ce privește intronii, ei n-ar fi decît produse secundare în procesul de apariție al unor noi gene, respectiv a unor noi structuri și funcții, prin duplicația genelor.

Intronii pot fi considerați elemente genetice mobile, similare transpozonilor care s-au inserat în cursul evoluției în anumite gene. Această inserție s-a dovedit utilă pentru evoluția ulterioară a genelor. Deci intronii sînt un fel de relicte ale evoluției. Prezența intronilor prezintă și avantajul că mărește frecvența recombinărilor genetice, prin care sec-

vențe de nucleotide separate pot fi îmbinate într-un singur segment cu importanță adaptativă. Ca urmare, mutante avantajoase ale unor extroni de la diferite alele ale unei gene, prin recombinare intragenică pot fi alăturate producînd astfel o nouă alelă dublu avantajoasă.

În concluzie, se poate sublinia faptul că genele de la eucariote au în general o structură moleculară mai complexă, procesul de transcripție realizîndu-se în mai multe etape prin care se elimină segmentele intronice non-informaționale. Această structură în mozaic a genelor eucariote a permis o evoluție mult mai rapidă a materialului genetic, apariția de noi gene și respectiv de noi funcții ale organismelor.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Avivi, L., Feldman, M. *Arrangement of chromosomes in the interphase nucleus of plants.* Human Genetics, 1980, 55, 281—295.

Chambon, P. *Split genes.* Scientific American, 1981, May.

DuPraw, E. J. *DNA and chromosomes.* Holt, Rinehert and Winston, Inc., N.Y., 1970.

Hake, S., Walbot, V. *The genome of Zea mays, its organisation and homology to related grasses.* Chromosoma, 1980, 79, 251—270.

Kornberg, R. D. Klug, A. *The nucleosome.* Scientific American, 1981, February.

Lima de Faria, A. *Clasification of genes rearrangements and chromosomes according to the chromosome field.* Hereditas, 1980, 93, 1—46.

Lima de Faria, A. *How to produce a human with 3 chromosomes and 1000 primary genes.* Hereditas, 1980, 93, 47—73.

Okada, T. A., Comings, D. E. *Higher order structure of chromosomes.* Chromosoma, 1979, 72, 1—14.

Raicu, P., Gorenflot, R., Stoian, V., Mededovic, S. *Chromosome conectives in mitosis and meiosis on plants.* Analele Universității București, 1978, XXVII, 3—5.

Raicu P., Gorenflot, R. *Cytogénétique et évolution.* Ed. Academiei R. S. România și Ed. Masson, Paris, 1981.

Raicu, P., Badea, E. Stoian, V., Gregorian, L. *Variation in choromosome number of tobacco plants differentiated from haploid and diploid calluses.* Revue Roumaine de Biologie, 1981, 28, 83—86.

Stoian, V., Raicu, P., Gorenflot, R. *Interchromosomal association in Vicia faba induced by 4-aminouracil.* În : „Chromosomes Today", John Wyley and Sons, N.Y., 1976.

Stoian, V., Raicu, P., Duma, D., Gavrilă, L., Mureșan, D., Siljak-Yakovlev, S., Gorenflot, R., Cartier, D., Medjedovic, S. *L'organisation suprachromosomique chez quelques especes animales et végétales.* Revue Roumaine de Biologie, 1983, 28, 1.

XV. PROCESUL REPARATOR

Vreme îndelungată menținerea continuității genetice s-a considerat a fi consecința stabilității moleculei de ADN (sau ARN). Progresele înregistrate în studiul proceselor reparatorii au demonstrat că acestea sînt esențiale pentru această continuitate ; integritatea conținutului informațional al ADN fiind protejată în mare măsură prin enzime capabile să repare anumite leziuni sau defecte în una din catenele ADN, atîta vreme cît cealaltă catenă care conține informația complementară este intactă. În organismele vii, aparținînd diferitelor trepte de evoluție, moleculele ADN (sau ARN la virusurile ARN), sînt supuse permanent acțiunii unor agenți fizici și chimici, naturali sau artificiali, ca de pildă radiațiile ultraviolete ale soarelui, radiațiile elementelor radioactive din sol, substanțele chimice poluante emanate în atmosferă de instalațiile industriale, pesticidele folosite în agricultură, substanțele chimice mutagene și factorii fizici (raze X, γ, UV) folosite cu scop terapeutic sau în experiențele de laborator etc., determinînd modificarea structurii și mesajului său genetic. Erorile care apar în macromolecula de ADN chiar dacă sînt atenuate prin reparare sînt, în cele mai multe cazuri, responsabile de apariția mutațiilor sau chiar în unele cazuri de moartea celulelor (organismelor). Cu toate că, celulele (organismele) vii se află în permanență sub influența numeroșilor factori nocivi, proporția organismelor anormale sau mutante este redusă, datorită diferențierii mecanismelor de corectare a erorilor. Apariția mutațiilor în natură se explică prin aceea că mecanismele enzimatice de corectare a erorilor nu sînt perfecte.

Mecanismele reparatorii, care sînt de natură enzimatică, sînt avantajoase speciei, asigurînd astfel menținerea stabilității sale genetice în mediu care determină apariția mutațiilor cu rată mare. Diferitele mecanisme de reparare a leziunilor produse în macromolecula de ADN sînt supuse unei selecții în procesul evoluției, gradul evoluției unei specii fiind cuplat cu eficiența procesului de reparare.

Pe măsură ce se realizează progrese în cercetările referitoare la reparație, în aceeași măsură apare mai clar caracterul general al acestor procese. Prezentarea unui tablou cît mai complet al mecanismelor reparatorii a modificărilor induse de diferiți agenți, a stimulat preocupările în acest domeniu ; interesul mai recent, explicîndu-se prin constatarea că, cele mai multe tipuri de modificări reparabile sînt mutagene și (sau) cancerigene. Această constatare este susținută și prin descoperirea faptului că, orice deficiență în repararea fotoprodușilor ADN este corelată cu o mai mare frecvență a cancerului indus de ultraviolete la indivizii afectați de maladia — xeroderma pigmentosum. Un număr mare de alte boli ereditare, care conferă predispoziție la cancer par a fi corelate cu deficiențe ale procesului reparator.

Procesul reparator al leziunilor, induse de radiații de pildă a fost mult timp cercetat doar la bacterii și virusuri și numai în ultima perioadă au fost inițiate cercetări și la nivelul unor celule aparținînd organismelor superioare (plante și animale).

Considerînd că există o largă variabilitate a modului de a produce alterări la nivelul moleculei de ADN la diferite specii, se consideră că există aceeași largă diversitate a modului de reparare a acestor leziuni. Deși, în general structura ADN nu diferă de la o specie la alta, cu excepția secvenței bazelor purinice și pirimidinice, totuși procesele metabolice, enzimatice diferă chiar între diversele țesuturi ale aceluiași organism. Între diferitele specii există variații mari ale proceselor reparatorii. La un organism dat, agentul mutagen poate fi rapid redus și transformat prin procese metabolice în compus inactiv, în timp ce la alte specii același compus poate rămîne mutagen, acestea neavînd posibilități metabolice de convertire a lui. Există o largă diferență în ceea ce privește mecanismele reparatorii chiar între organisme strîns înrudite (de pildă bacterii aparținînd aceleiași specii). De exemplu, *Escherichia coli*- linia B/r este capabilă să reziste la 100 leziuni induse de ultraviolete la nivelul genomului său, pe cînd mutanta *E.coli* Bs-1, lipsită de enzima reparatorie, este inactivată de către un număr mai mic de leziuni. În același timp, ambele linii de *E. coli* prezintă aceleași posibilități de reparare a deteriorărilor genomului induse de radiații X. Un alt exemplu de diferențiere a mecanismelor reparatorii între diversele specii ni-l oferă etapa reunirii catenelor de ADN. La fagul T_4 și la celulele de mamifer reunirea catenelor ADN este catalizată de polinucleotid ligaza, utilizînd drept cofactor ATP, pe cînd la *E. coli* cofactorul este difosfopiridinnucleotidul. Printre celulele de mamifer există, de asemenea numeroase diferențe calitative și cantitative ale proceselor de reparare. Crathorn și Roberts au arătat că, diferite celule ale limfomului de șoarece diferă între ele în ceea ce privește sensibilitatea la iperită.

Modificări reparabile ale moleculei de ADN

Se definește ca alterare (deteriorare) orice modificare a moleculei de ADN care alterează proprietățile sale de codificare sau funcția sa normală de replicare sau transcripție. Pentru a putea fi reparate, leziunile trebuie să fie recunoscute de către o enzimă care poate iniția o secvență de reacții biochimice care să ducă la eliminarea lor și la refacerea structurii intacte a ADN.

În ultimul timp au fost propuse diferite scheme de clasificare a deteriorărilor ADN și corelate cu acestea, scheme de clasificare a enzimelor reparatorii. Una dintre aceste scheme clasifică leziunile în funcție de sistemele de reparare care acționează asupra lor. Schemele de clasificare bazate pe gradul de alterare a ADN ca urmare a diferitelor leziuni nu s-au dovedit folositoare în explorarea reparării ADN.

Alterările structurale spontane sau induse de agenții fizici și chimici se caracterizează prin o mare diversitate :

— ruperea unei catene sau a ambelor ;

— distorsiuni neglijabile ale macromoleculei de ADN dublu catenară prin alkilarea unei baze ;

— distorsiuni minore, cauzate de hidratarea sau absența unei baze ;

— distorsiuni majore, determinate de inserția unui „adduct“ de legătură între două baze pirimidinice adiacente, cu formarea unui dimer, de legătură încrucișată între două catene (cross-links) sau între o catenă a ADN și o proteină (ADN-protein cross-links) ;

— modificarea uneia sau mai multor baze ;

— dimerizarea a două resturi de timină adiacente sau altor baze azotate (fotohidrații, fotodimerii sînt mai greu de identificat *in vivo* din cauza rapidității cu care sînt reparați sau îndepărtați de către sistemele reparatorii ale celulei) ;

— pierderea unei baze, care poate avea loc spontan prin schimbarea *p*H dar și provocată de UV, radiații ionizante, substanțe chimice. În principiu, pierderea poate fi restaurată direct prin reinserție, folosind baza complementară ca matriță ;

— o altă sursă a alterării bazelor este desaminarea adeninei, guaninei și citozinei, care se cuplează incorect și pot deveni obiect pentru activitatea de reparație ;

— producerea de 5, 6-dihidroxidihidrotimina ;

— deformări ale grupării metil ale timinei sau a altor baze azotate ;

— deformări în timpul replicării ADN și al transcripției ADN la ARN și proteine (fig. XV.1 și XV.2).

Cercetările întreprinse, au evidențiat existența a trei sisteme de reparare : *repararea fotoenzimatică, repararea prin excizie, repararea prin postreplicare.*

Sistemul reparator fotoenzimatic (fotoreactivarea)

Fotoreactivarea presupune refacerea capacității vitale în diverse sisteme biologice care inițial sînt iradiate cu UV iar apoi cu lumină vizibilă.

Fotoreactivarea a fost descoperită acum un sfert de veac de către P r a t, iar primele dovezi experimentale au fost aduse de A. K e l n e r și R. D u l b e c c o în 1949. Ca rezultat al primelor sale experiențe A. K e l n e r a demonstrat posibilitatea refacerii cu ajutorul luminii vizibile, a capacității de supraviețuire a unor conidii de *Streptomyces griseus,* după iradiere. K e l n e r a arătat că, în condiții de fotoreactivare, frecvența apariției mutantelor de *E.coli* B/r, rezistente la fagul T scade, în comparație cu culturile menținute la întuneric.

La organismele superioare fotoreactivarea a fost studiată de B l u m și M a r s h a k care au observat că, lumina vizibilă anulează scăderea intensității diviziunii oului de arici de mare *(Arbacia punctulata)* determinată prin iradierea cu UV. Fotoreactivarea a fost ulterior descrisă la virusuri, bacterii, alge, ciuperci, protozoare, ouă de insecte și echinoderme, țesuturi epiteliale și embrionare de la vertebrate (amfibieni, reptile, pești, păsări, mamifere). În toate aceste cazuri s-a observat că, influența radiațiilor UV poate fi anulată în mare măsură prin aplicarea ulterioară a luminii. În același timp, s-a arătat că, aplicarea luminii după iradierea cu UV, determină înlăturarea încetinirii diviziunii celulare, diminuează inducerea de mutații și apariția modificărilor citogenetice.

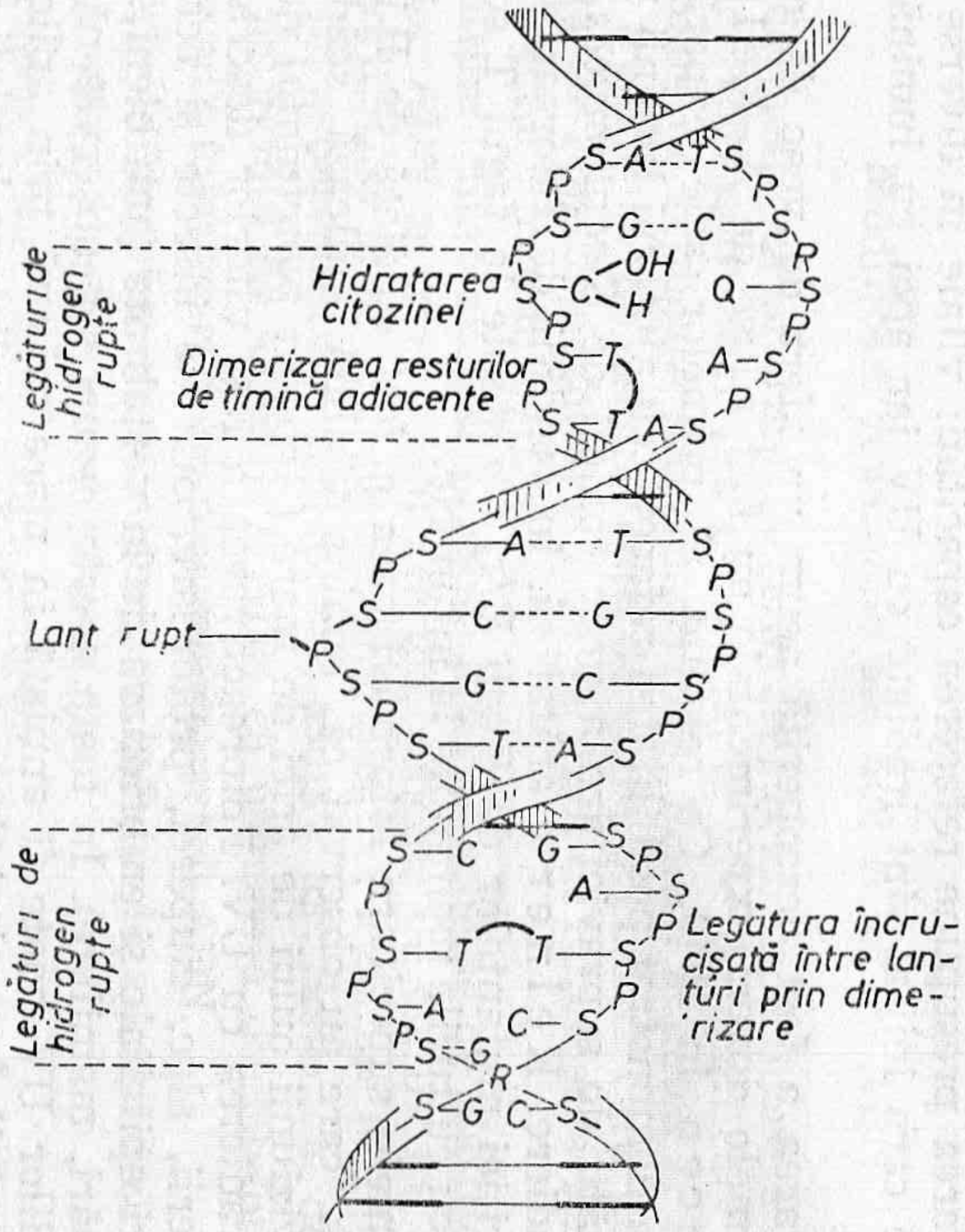


Fig. XV.1. Modificări induse de agenți mutageni în macromolecula de ADN.

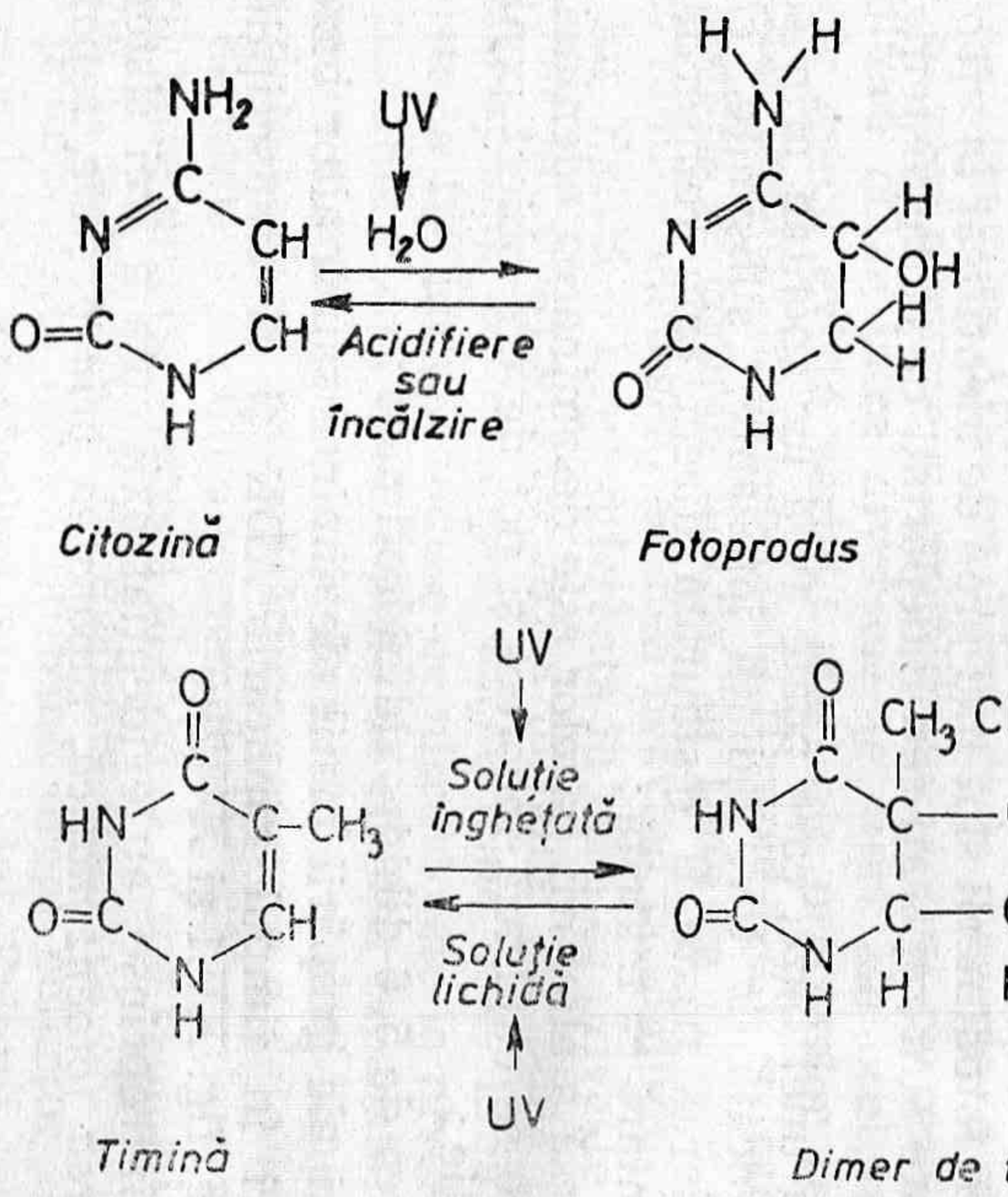


Fig. XV.2. Dimeri pirimidinici.

Cercetările întreprinse au demonstrat că, molecula de ADN, respectiv nucleul celulei reprezintă ținta sensibilă a acțiunii factorilor mutageni și că leziunile la nivelul acestor structuri pot fi letale pentru celulă. De asemenea s-a presupus că la nivelul acestor structuri există și mecanismele care realizează repararea prin intervenția enzimelor și a luminii. Elucidarea mecanismului de acțiune a enzimei a progresat numai după ce s-a constatat că dimerizarea bazelor pirimidinice joacă un rol important în alterarea funcțiilor biologice ale ADN și ARN. C. S. Rupert (1962) a demonstrat că, în moleculele de ADN iradiate cu UV și supuse acțiunii luminii *in vitro*, în prezența enzimei fotoreactivatoare are loc desfacerea dimerilor pirimidinici. Un astfel de tratament la întuneric sau lumină, dar în prezența enzimelor inactivate prin căldură nu are nici o influență asupra dimerilor, cantitatea acestora în ADN fiind aceeași ca la începutul experienței.

Mecanismul molecular al fotoreactivării. Mecanismul molecular al fotoreactivării a rămas multă vreme necunoscut, fiind greu să se explice modalitatea prin care lumina albastră, cu o cuantă de energie de 3 eV este capabilă să anuleze efectul produs de radiațiile ultraviolete de 5 eV. Ulterior s-a descoperit o enzimă fotoreactivatoare care recunoaște specific regiunea ce conține dimeri de timină formați sub acțiunea UV și se leagă de aceștia formînd un complex enzimă-ADN cromofor, care absoarbe radiațiile vizibile și catalizează ruperea legăturii dintre cele două baze pirimidinice, fără ruperea vreunei legături fosfodiester. Enzima rămîne atașată de ADN atît timp cît lumina vizibilă acționează timp în care dimerii sînt desfăcuți și enzima este eliberată din complex. Lumina vizibilă furnizează energia pentru procesul de monomerizare a dimerilor pirimidinici prin scindarea acestora. Se presupune că, fotoreactivarea enzimatică este cel mai simplu mecanism de reparare, deoarece necesită o singură intervenție enzimatică. În același timp, este singurul mecanism care necesită unde ale spectrului vizibil, reparînd „in situ" avariile produse în ADN de UV printr-o reacție reversibilă și reface structura normală a ADN.

Fotoreactivarea este specifică pentru dimerii pirimidinici, nici un alt tip de leziune a macromoleculei ADN neputînd fi reparat prin acțiunea enzimelor fotoreactivatoare și în prezența luminii (fig. XV.3 și fig. XV.4).

Studiile *in vitro* efectuate de H. Harm și C. Rupert (1958) asupra ADN izolat din *Haemophilus influenzae*, iradiat cu UV, și în prezența enzimei fotoreactivatoare extrasă din celulele de *S.cerevisiae* sau *E.coli*, au arătat că repararea fotoenzimatică a leziunilor provocate în ADN de ultraviolete este o reacție fotochimică care are loc în complexul enzimă substrat, între leziuni și enzimă fotoreactivatoare. Reacția este stopată prin îndepărtarea sursei de lumină. J. S. Cook și E. B. Setlow au obținut un extract din ou de arici de mare cu ajutorul căruia au reactivat ADN transformat de la *N.influenzae* și inactivat prin UV. Reactivarea acestui extract a coincis cu aceea a enzimei extrasă de la *S.cerevisiae*.

În ambele situații au fost reparate leziunile din ADN induse cu UV cu $\lambda = 253{,}7$ nm în proporție de 90%. O încălzire a preparatului sau o tratare cu tripsină îndepărtează complet activitatea fotoreactivatoare a acestui extract, ceea ce pledează în favoarea existenței unei enzime fotoreactivatoare și la metazoare.

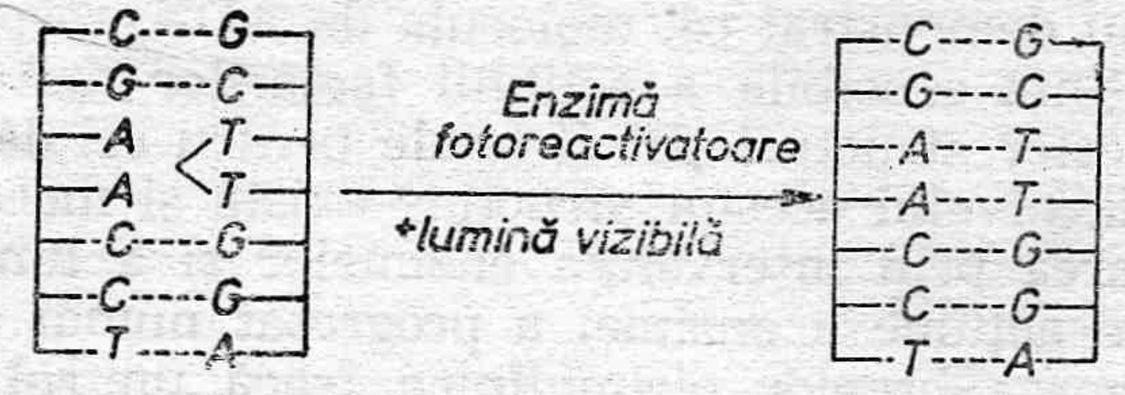


Fig. XV.3. Repararea prin fotoreactivare. Dimerii de timină, produși de ultraviolete, sînt îndepărtați prin acțiunea enzimelor fotoreactivatoare, în prezența luminii (W i t k i n, 1969).

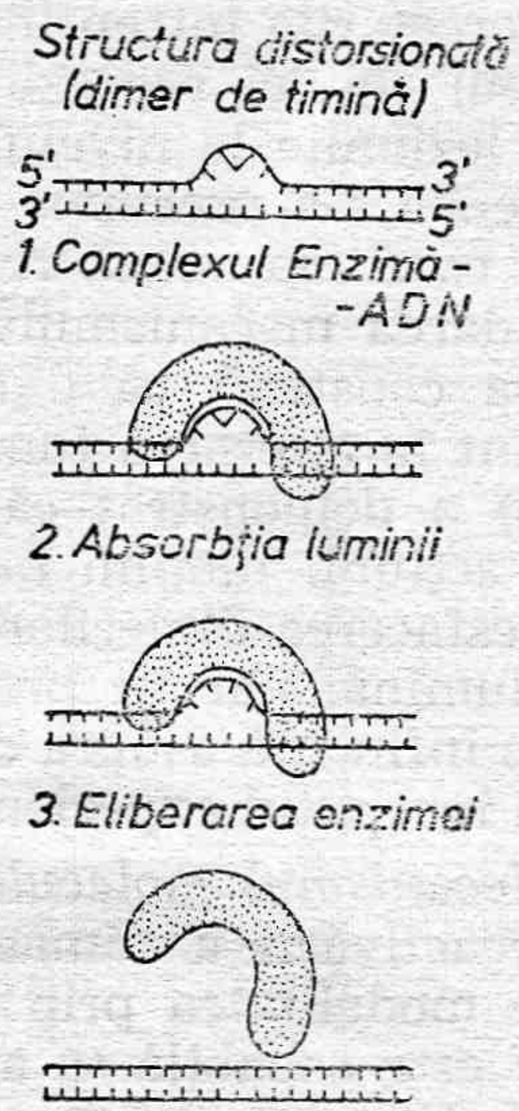


Fig. XV.4. Etapele fotoreactivării enzimatice a dimerilor pirimidinici (H a n a w a l t, 1972)

J. R e g a n și J. C o o k au confirmat de asemenea rezultatele obținute la organismele inferioare, demonstrînd existența unor enzime fotoreactivatoare într-o linie celulară CF — provenită din înotătoarele peștelui *Haemulon sciurus* (celule cultivate in vitro timp de 7 ani). J. R e g a n și J. C o o k au iradiat un strat de celule CF cu UV cu lungimea de undă de 265 nm în doză de 50 și 100 ergi. La iluminare cu lumina fotoreactivantă rata de supraviețuire a celulelor CF s-a dublat, în comparație cu celulele crescute la întuneric. Studiul procesului de sinteză a ADN în celulele iradiate (doza 75 ergi) a evidențiat că în celulele supuse fotoreactivării sinteza ADN a fost de trei ori mai mare, în comparație cu cea din celulele nesupuse fotoreactivării, ceea ce demonstrează că, fotoreactivarea înlătură efectul inhibitor al iradierii.

Pentru a elucida mecanismul molecular de acțiune a enzimelor fotoreactivatoare, în celulele animale, s-a realizat un extract din aceste celule tratate cu ADN transformat de la *H.influenzae* iradiat în prealabil cu UV. După tratarea cu un omogenat de celule CF, în lumină, activitatea transformantă a ADN iradiat a fost de 20 ori mai mare, în comparație cu ADN păstrat în aceleași condiții, dar la întuneric. O încălzire a omogenatului CF timp de 10 minute la 65°C, îndepărtează complet activitatea sa reparatorie. Într-o altă experiență J. R e g a n și J. C o o k au comparat numărul dimerilor de timină și a celor micști timină- uracil existenți la nivelul ADN transformat și iradiat, tratat apoi cu omogenat CF, la lumină și întuneric. Dacă omogenatul cu ADN era expus luminii, timp de 60 minute, ambele categorii de dimeri dispăreau din ADN. La probele ținute la întuneric, dimerii persistau în ADN.

O problemă interesantă legată de fotoreactivare, constă în stabilirea gradului de asemănare a reacțiilor ce se realizează *in vitro* cu cele care au loc în organismul viu. Utilizînd o tulpină de *E.coli* B, care prezintă o mutație la nivelul enzimei fotoreactivatoare *phr*⁻, W. H a r m și B. H i l l e b r a n d t (1962) au demonstrat că, numai extractul provenit din celulele normale are capacitatea de a reface activitatea ADN transformant. În o altă serie de cercetări celule de *E.coli phr*⁻ au fost iradiate cu UV și tratate cu lumină fotoreactivă. ADN extras din aceste celule, a fost folosit în reacția *in vitro* de inhibiție prin concurența ADN trans-

formant. S-a constatat că, leziunile lipsesc numai din ADN celulelor normale ; celulele *phr*⁻ fiind incapabile de fotoreactivare intracelulară a leziunilor produse de UV ; ADN extras din aceste celule a blocat reacția de fotoreactivare *in vitro*.

O etapă importantă în demonstrarea rolului enzimelor fotoreactivatoare este reprezentată de cercetările referitoare la modificările intracelulare ce au loc în ADN fotoreactivat. În primul rînd s-a stabilit că fotoreactivarea diminuează cantitatea dimerilor pirimidinici. S-a observat că, dimerii formați în moleculele de ADN după iradierea acestuia cu UV cu lungime de undă de 280 nm vor fi scindați în monomeri printr-o nouă iradiere a ADN cu UV cu lungimea de undă de 230 nm. Pentru verificarea tezei referitoare la activizarea de reparare a enzimei fotoreactivatoare, R. B. Setlow (1966) a tratat, într-o primă serie de experiențe, un ADN transformat și iradiat cu UV ($\lambda = 280$ nm) cu enzimă fotoreactivatoare extrasă din celula de drojdie și apoi iradiat cu UV cu $\lambda = 230$ nm. În a doua serie de experiențe, a aplicat într-o succesiune inversă cei doi factori. În ambele cazuri s-a constatat o intensificare a activității transformante a ADN. Pe baza acestor experiențe s-a desprins concluzia că, preparatul fotoreactivant din drojdie are capacitatea de a scinda complet sau aproape complet dimerii de timină, proces însoțit de o creștere a activității biologice a ADN.

Pentru a demonstra rolul enzimelor fotoreactivatoare în desfacerea legăturilor aparente între bazele pirimidinice după iradierea cu UV, R. B. Setlow, W. L. Carrier și F. J. Ballum (1965) au iradiat acidul polideoxiinosincitidilic (d I dC)[1] cu UV ($\lambda = 280$ nm) marcat cu ^{3}H-citozină și au observat formarea unui dimer de citozină. Tratamentul acestui polimer iradiat cu o enzimă fotoreactivatoare a dus la scindarea dimerului din hidrolizatul de poly-dCdC, monomerizîndu-l.

Fotoprotecția și fotoreactivarea indirectă. Cercetările efectuate asupra acțiunilor exercitate de întregul spectru de radiații UV, asupra acizilor nucleici, au evidențiat faptul că, anumite lungimi de undă, nu acționează asupra ADN. Dimpotrivă, s-a constatat că, celulele iradiate în prealabil cu radiații UV cu aceste lungimi de undă, devin mult mai puțin sensibile la o nouă iradiere cu UV de lungimi de undă de 253,7 nm. Acest fenomen a fost denumit de Jagger (1958) *fotoprotecție*. Fenomenul fotoprotecției a fost observat la celulele phr⁻ cărora le lipsește complet enzima fotoreactivării. O comparație între cele două procese a permis lui C. Rupert și W. Harm să descrie trăsăturile caracteristice care deosebesc cele două procese :

— viteza de fotoreactivare crește în anumite limite, odată cu creșterea temperaturii. Fotoprotecția nu depinde deloc de temperatură ;

— fotoprotecția nu este legată de o enzimă fotoreactivantă ;

— doza de iradiere integrală necesară pentru fotoprotecție este mai mică decît cea necesară pentru fotoreactivare.

— spectrul de acțiune a razelor în cazul fotoreactivării este mai larg decît spectrul pentru fotoprotecție. Lungimea de undă a radiațiilor, în primul caz este cuprinsă între 300—450 nm, iar în al doilea caz numai între 320—370 nm.

---

[1] Una din catenele acestui polimer este formată dintr-o succesiune continuă de nucleotide purinice, inosină un analog al adeninei, iar cealaltă este formată exclusiv din baze pirimidincie (citozină).

Nu numai radiațiile UV au un efect protector față de acțiunea diferiților agenți mutageni, ci și diferite substanțe chimice. E. Gebhart a studiat efectul protector al l-cisteinei față de aberațiile cromozomiale induse de trenimon, în culturile de leucocite umane. În cazul acțiunii concomitente a mutagenului și a protectorului, efectul de protecție al l-cisteinei a fost foarte evident. Pentru a elucida acest efect G. Gebhart a analizat acțiunea în cazul în care acesta s-a aplicat înainte, în același timp sau după aplicarea tratamentului cu trenimon. Aplicarea concomitentă a ambelor substanțe a fost făcută în diverse faze ale ciclului celular. Analiza rezultatelor obținute a arătat că, administrarea l-cisteinei cu 18 ore înaintea trenimonului a rămas fără efect protector. În cazul aplicării concomitente a mutagenului și protectorului acțiunea de protecție a l-cisteinei a fost dependentă de perioada cuprinsă între tratamentul cu trenimon și l-cisteină și momentul fixării celulelor. Efectul protector tot mai clar al l-cistinei s-a constatat în celulele tratate cu 6—12 ore înainte de fixare. În cazul aplicării l-cisteinei după tratamentul cu trenimon efectul protector a fost relativ slab. Tratamentul prin care protectorul a fost aplicat ulterior (la 6 ore) determină o reducere însemnată a numărului de goluri și rupturi cromatidice. Efectul protector cel mai evident apare în cazul administrării concomitente a mutagenului și protectorului.

J. Greenberg și P. Morrison (1961) au observat că, dacă în mediul de cultură sînt introduși diferiți aminoacizi care conțin gruparea -SH (cisteina, cistina, tioglicocolul, glutationul) sau acid ascorbic, efectul letal al nitrosoguanidinei este anulat. Se presupune că, gruparea -SH fixează radicalii liberi formați sub acțiunea radiațiilor asigurînd astfel protecția materialului genetic sau că acești compuși care conțin gruparea SH interacționează direct cu biomoleculele avariate și asigură repararea acestora. Se presupune că, procesul reparator constă în transferul atomilor de H de la aminoacid la moleculele avariate. Din punct de vedere energetic, cedarea atomului de H este posibilă, datorită energiei relativ scăzută a legăturilor SH (87—89 Kcal/mol).

I. J. Mizrabi și P. Emmelot, 1957; N. Loprieno (1954) au arătat că, l-cisteina are efect protector asupra celulelor de *Schizosaccharo myces pombe* tratate cu N-nitroso-N-metiluretan sau nitrosoguanidina. Ei presupun că, efectul protector se exercită prin blocarea formării diazometanului care rezultă prin transformarea *in vivo* a acestui mutagen sau se combină cu diazometanul.

La drojdii, V. Petin și V. L. Matrenina, au arătat că, tratamentul cu radioprotectori reprezentați prin mexamină, cistamină și cisteină depinde de genotipul celulelor iar eficiența protectorilor este maximă în cazul tulpinilor capabile de reparație în comparație cu acțiunea lor asupra tulpinilor sensibile la radiații sau deficiente în sistemele de reparație. Acțiunea preparatelor radioprotectoare, în cazul iradierii cu radiații ionizante se explică, în mod obișnuit, prin înglobarea radicalilor activi care apar în radioliza apei prin diminuarea presiunii parțiale a O_2 și formarea disulfiților micști. Aceste procese fizico-chimice determină probabil reducerea procesului de formare a dimerilor pirimidinici. S-a sugerat o posibilă legătură între eficacitatea mecanismului de protecție și capacitatea reducerii după iradiere. La drojdiile diploide s-a observat un fenomen de protecție suplimentară la efectul anoxiei, capabile de reducere după iradiere în cazul menținerii lor după iradiere în mediul

minimal. În perioada cuprinsă între iradiere și prima diviziune celulară se pot repara chiar într-un mediu nutritiv (P e t i n și M a t r e n i n a, 1979). Se presupune că, mecanismul protecției față de radiații poate fi corelat cu activitatea specifică a proceselor de reducere, cu însăși protecția sistemelor de reparație.

Se consideră că, un anumit rol în reparare îl au peroxizii sau radicalii activi care apar prin intermediul enzimei fotoreactivatoare. A. W a c k e r și A. G e r s t e n b e r g (1963) au arătat că, celulele de *E.coli*, inactivate prin UV (rata de supraviețuire 59%) supuse unui tratament cu H_2O_2 (3 μg/ml) au supraviețuit în proporție de 80%, iar în situația în care sînt supuse unui tratament combinat (H_2O_2 + lumină vizibilă) această rată de supraviețuire crește pînă la 97%. W a c k e r și col. (1963) au studiat acidul poliuridilic care a fost iradiat cu UV în doze de $1{,}2 \cdot 10^5$ și $2{,}4 \cdot 10^5$ ergi/mm^2 și au constatat că, tratarea acidului cu H_2O_2, în lumină vizibilă, restabilește după prima doză complet, iar după a doua doză în proporție de 87,4% capacitatea acestuia de a codifica fenilalanina într-un sistem acelular.

Datele prezentate demonstrează că, poate exista un mecanism general de acțiune a protectorilor, mecanism legat de asigurarea posibilității de funcționare a anumitor sisteme de reparație ale celulei, care acționează independent de gradul de ploidie și destul de rapid în etapele timpurii ale formării leziunilor provocate de radiații.

Repararea prin excizie. Repararea prin excizie a regiunilor deteriorate din molecula de ADN are loc la întuneric și este un proces mai complex, fiind implicate mai multe enzime, care acționează după modelul, taie, adaugă, taie și lipește (cut, patch, cut and seal). Această înlănțuire de acțiuni constituie în fapt secvența mecanismelor ce au loc în cursul procesului de reparare prin excizie.

Primele dovezi despre posibilitatea existenței unui mecanism reparator, care acționează la întuneric, deși greu de evidențiat, au fost aduse de H o l l a e n d e r și col. (1945) care au observat că, sporii de ciuperci iradiați cu ultraviolete, supraviețuiesc într-un procent ridicat, în cazul în care au fost menținuți un timp mai îndelungat într-o soluție tampon. Ulterior, R. B. R o b e r t s și E. A l d o u s (1949) au observat rolul condițiilor de cultură în modificarea curbelor de supraviețuire a bacteriilor iradiate cu UV.

În mod evident procesul reparator la întuneric a fost dovedit la mutantele Bs-1 de la *E.coli*, sensibile la radiații UV, izolate pentru prima dată de F. H i l l (1965). În afară de marea sensibilitate de UV a genomului acestor mutante, s-a constatat că, în cazul în care bacteriofagii T1 sau T3 au fost iradiați cu UV și apoi au fost crescuți în mutante sensibile la UV (E.coli Bs-1) aceștia au devenit de asemenea, deosebit de sensibile la UV. Interpretarea acestui fenomen a fost aceea că mutantei sensibile îi lipsește capacitatea de reparare a deteriorărilor produse de radiații UV.

Se consideră că, sistemul reparator prin excizie a fost descoperit de R. B. S e t l o w, W. L. C a r r i e r (1964), R. P. B o y c e și P. H o w a r d-F l a n d e r s (1964) care au determinat conținutul în dimeri de timină în fracțiunea de acid insolubil, care conținea macromoleculele de ADN, și în fracțiunea de acid solubil care conținea un număr redus de oligonucleotide. S-a observat că, în tulpinile sensibile la radiațiile UV, di-

merii rămîn în fracțiunea insolubilă, în timp ce în tulpinile rezistente aceștia apar în fracțiunea solubilă, ceea ce corespunde exciziei lor din ADN și eliberarea în citoplasmă, în fracțiuni de ordinul tri- sau tetranucleotidelor. Ulterior lanțul de nucleotide poate fi degradat în subunități mai mici.

S-a evidențiat că unele efecte fiziologice care sporesc supraviețuirea sînt mai pronunțate la tulpinile rezistente, decît la mutantele sensibile. S-a presupus că, prin introducerea celulelor iradiate în soluție tampon, înainte de însămînțare pe mediu de cultură, multiplicarea și dezvoltarea celulelor sînt blocate, în timp ce sistemul reparator completează aceste procese. Este evident că, celulele au o șansă în plus de supraviețuire, dacă leziunile ADN au fost reparate înainte de replicarea și transcripția informației genetice. Această presupunere este întărită de descoperirea că celulele care au fost iradiate la sfîrșitul ciclului de replicare sînt mult mai rezistente la UV decît celulele iradiate în timpul replicării (P. C. H a n a w a l t, 1966).

Studierea mecanismelor moleculare implicate în repararea prin excizie sînt cel mai bine realizate pe culturi de celule care prezintă însă dezavantajul că răspunsurile reparatorii manifestate *in vitro* sînt oarecum deosebite de cele realizate *in vivo*.

Cunoașterea mecanismelor reparării prin excizie a progresat odată cu obținerea unor mutante bacteriene defective în enzima reparatorie (her- host cell reactivation deficiency). Mutantele her$^-$ au fost descrise la tulpinile de *E. coli* B și *E. coli* K 12. Folosirea extractelor de la mutantele hcr$^-$ și celulele hcr$^+$ a permis studiul *in vitro* al reparării la întuneric. Forma replicativă bicatenară a ADN fagului $\Phi \times 174$ care prezintă infecțiozitate a fost iradiată cu radiații UV, iar apoi a fost tratată *in vitro* cu un extract de *Micrococcus lysodeikticus*. După infectarea sferoplastelor tulpinilor hcr$^-$ și hcr$^+$ de *E.coli* K 12 cu un astfel de ADN, s-a observat o creștere importantă a infecțiozității ADN față de probele cu ADN netratat. Prin introducerea ADN reparat *in vitro* în sferoplastele *hcr*$^+$ s-a observat același grad de reactivare ca și la introducerea în celulele hcr$^-$, ceea ce pleda pentru o refacere aproape identică a activităților infecțioase atît *in vitro*, cît și *in vivo*.

Mecanismele reparării prin excizie se desfășoară în prezența unui complex enzimatic, în mai multe etape. Potrivit modelului elaborat de E. M. W i t k i n (1969), prima etapă este reprezentată de recunoașterea leziunii și selecționarea catenei ADN în apropierea locului leziunii. Această etapă este o fază independentă a procesului reparator, premergătoare eliminării dimerilor. Faptul că secționarea se produce înaintea procesului de îndepărtare a dimerilor a fost demonstrat experimental de A. R ö r s c h și col. (1966), B. A. B r i d g e s și R. J. M u n s o n (1968). Urmărind repararea leziunilor în ADN mutantelor *E.coli* B/r WP_2, a descendenței acesteia, *E. coli* B/r hcr$^-$ și *E. coli* Bs-1 după iradierea cu raze X și γ s-a constatat că *E.coli* Bs-1 nu putea repara leziuni produse de radiațiile ionizante și nu realiza eliminarea secvențelor de ADN cu informație genetică lezată. Mutanta *E.coli* Br WP_2 hcr$^-$ nu are capacitatea de a repara leziunile produse de UV, dar le repară pe cele produse de radiațiile ionizante. Deosebirile dintre cele două tulpini constă în faptul că tulpina *E. coli* Bs-1 este lipsită de capacitatea de a secționa și de a elimina dimerii, pe cînd mutanta *E. coli* B/r WP_2 hcr$^-$ este lipsită de capacitatea de a secționa. Radiațiile UV nu induc, în cele mai multe cazuri rupturi ale ADN, și datorită faptului că celulele B/r WP_2 hcr$^-$ nu pu-

teau secționa ADN în apropierea leziunii ; acestea rămîneau nereparate. În cazul radiațiilor ionizante, nu este necesară o secționare a ADN deoarece iradierea însăși produce rupturi ale catenelor, etapele ulterioare ale reparării decurgînd normal.

În privința mărimii segmentului excizat (a doua etapă a reparației), R. B. Setlow și W. L. Carrier (1966) consideră că, majoritatea acestor segmente care includ dimeri este eliminată din ADN sub formă de trinucleotide. Probabil că sînt excizate fragmente mult mai mari care ulterior sînt fragmentate cu ajutorul enzimelor intracelulare în trinucleatide. Howard-Flanders și col. consideră că, dimerii sînt excizați sub forma unor dinucleatide, iar ulterior golul este mărit prin intervenția nucleazelor. Deoarece s-a demonstrat că, în procesul reparării la întuneric este descompus 40% din totalul de ADN de *E.coli* hcr$^+$, Howard-Flanders presupune că imediat după excizarea unui dimer, urmează o mărire a golului, astfel încît de la locul secționării sînt eliminate circa 1 000 nucleotide. Mărirea golului, a spațiului produs prin excizarea segmentului respectiv de ADN, se realizează cu ajutorul unei exonucleaze. Partea din moleculă asupra căreia nu a acționat enzima respectivă este reprezentată de către o structură monocatenară cu excepția unor fragmente bicatenare care mențin structura moleculei. Excizia necesită energie, astfel încît dacă ADN este introdus într-un mediu fără glucoză, procesul se oprește (fig. XV.5 și XV.6).

Din *E.coli* s-a izolat o exonuclează ATP dependentă, codificată de genele rec B și rec C și o ADN- polimerază care manifestă proprietățile unei 5′—3′ exonucleaze. Ambele enzime acționează numai la nivelul unui ADN bicatenar. În schimb de la *Micrococcus luteus* s-a izolat o exonuclează care excizează dimeri și care poate hidroliza și ADN monocatenar.

După excizarea dimerilor și mărirea golului urmează o refacere a acestuia. Secvența inițială este restaurată printr-un proces de sinteză reparatorie, în care ADN-polimeraza sau o enzimă similară folosește informația genetică intactă de la catena opusă, care îndeplinește rolul ca matriță. D. E. Pettijohn și P. C. Hanawalt (1964) au arătat că, între replicarea parțială a ADN din fragmentele cu structură alterată,

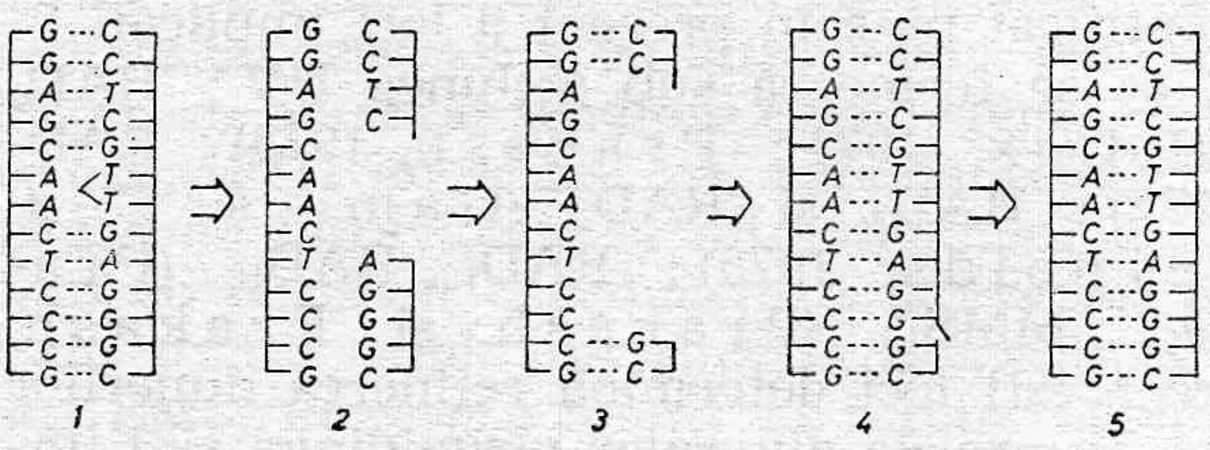


Fig. XV.5. Repararea prin excizie a dimerilor de timină produși de ultraviolete în ADN de la *E. coli* :
1 — dimeri de timină ; *2* — secționarea catenei ADN prin îndepărtarea dimerilor ; *3* — golul mărit prin degradare enzimaitcă (prin acțiunea exonucleazei) ; *4* — golul este umplut prin sinteza reparatorie ; *5* — catena afectată este refăcută prin intervenția ADN-ligazei (Witkin, 1969).

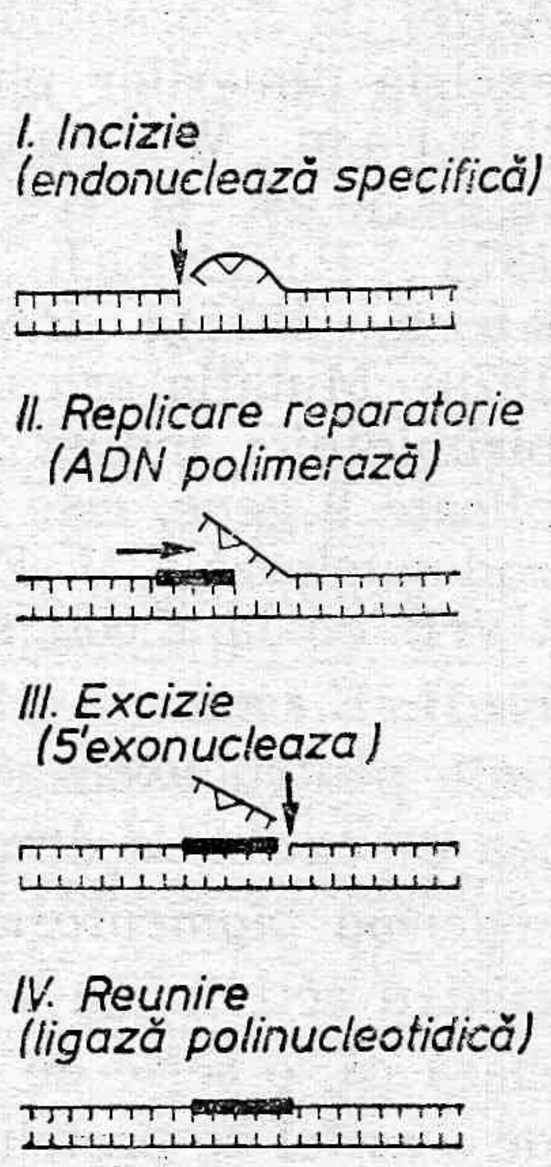


Fig. XV.6. Repararea prin excizie. Regiunea reparată este reprezentată prin linie groasă. Săgeata verticală indică localizarea secțiunii efectuată de nuclează în catena parentală avariată : săgeata orizontală indică direcția replicării prin reparare, începînd de la capătul 3'OH, al catenei parentale (Hanawalt, 1972).

a complexului bicatenar și replicația normală a ADN, înainte sau în timpul diviziunii celulare, există deosebiri evidente. În primul rînd, replicarea în timpul reparației nu se realizează printr-un mecanism semiconservator, ci urmează un mecanism non-conservativ. Deosebirea esențială dintre cele două procese constă în faptul că, replicarea reparatorie nu necesită în celulele de *E.coli* sinteză proteică, în timp ce replicarea normală nu poate avea loc în lipsa sintezei proteice. Realizarea reparării în lipsa sintezei proteice arată că, sinteza enzimelor reparatorii nu este indusă de ADN iradiat, aceste enzime fiind deja existente în celule. Prin urmare enzimele reparatorii nu sînt subordonate mecanismelor de control ale replicației normale. S-a emis presupunerea că, ADN-polimeraza ar duce la replicarea reparatorie, iar o altă enzimă la replicarea normală. ADN-polimeraza realizează polimeralizarea corectă a nucleotidelor, adăugînd la ele noul capăt care acționează în direcția 5′—3′. În momentul în care ADN-polimeraza a atins prima pereche de baze a macromoleculei dublu catenare prin umplerea golului creat, poate exciza segmentul ADN deteriorat.

Ultima etapă în repararea leziunilor constă în legarea segmentului nou sintetizat la catena polinucleotidică. Această ultimă reacție, dovedită de Pettijohn și Hanawalt (1964), necesită legarea zahărului și a fosfatului în catena ruptă a ADN bicatenar prin apariția unei legături fosfo-esterice. În felul acesta, ADN-ligaza leagă covalent cele două catene, cea veche și cea nou sintetizată asigurînd repararea completă și restaurînd astfel macromolecula de ADN. Weiss și Richardson (1967) au descris enzima polinucleotidligaza care catalizează această reacție și care devine activă numai prin adăugarea de Mg^{++} și ATP.

Datele experimentale demonstrează că, mecanismul reparator prin excizie este specific pentru un anumit tip de leziuni. Astfel, leziunile produse de N-iperita, mitomicina C, agenți de legare în cruce, 4-nitrochinolin-1 oxid, sînt reparate, de asemenea, prin mecanisme care implică îndepărtarea dimerilor de timină.

Controlul genetic al reparării prin excizie. Studiul genetic și biochimic a demonstrat existența unui control genetic al reparării prin excizie. Astfel, la *S.cerevisiae* s-au identificat pînă în prezent 9 loci implicați în excizia dimerilor pirimidinici ce se formează sub acțiunea UV: RAD_1 (Unram, Wheatcroft și Cox, 1971; Prakash, 1975); RAD_2 (Resnick și Setlow 1972); RAD_3 și RAD_4 (Game și Cox, 1972; Prakash, 1977, Reynolds, 1978); RAD_{10}, RAD_{16} (Prakash, 1977); RAD_7, RAD_{14}, MMS_{19} (Prakash și Prakash, 1979). Mutația oricăruia dintre acești loci determină reținerea dimerilor pirimidinici, induși de UV. Deși în excizia dimerilor pirimidinici sînt implicate 9 gene, este improbabil ca toate să fie gene structurale pentru o endonuclează UV. E. Seeberg (1979) a demonstrat că, locii UVrA și UVrB de la *E.coli* sînt gene structurale pentru endonuclează UV, iar K. H. Kramer (1977) a identificat la om cinci grupe de complementație pentru excizia dimerilor pirimidinici. Se presupune că, incapacitatea de excizie a dimerilor din cromatina fibroblastelor pacienților cu *xeroderma pigmentosum* se datorește absenței unui factor proteic necesar pentru activitatea de incizie a endonucleazei UV pe cromatină. Se apreciază că, o serie de mutante de drojdie defective de excizie, ar fi lipsite de o astfel de proteină.

Analiza genetică a mutantelor de *E.coli* rezistente la radiații a dus la concluzia că rezistența este controlată de trei gene diferite UVr A, B, C, care ocupă locusuri largi pe cromozomul de *E.coli*. Studiul biochimic al mutantelor defective în A, B sau C a arătat că, excizia dimerilor pirimidinici ar putea fi corelată cu capacitatea celulelor de a contracara efectele iradierii cu UV. Pentru refacerea celulelor este obligatorie excizia dimerilor timină-timină, timină-citozină, proces corelat cu prezența genelor UVr A, B, și C. Mutantele de *E.coli* defective într-una sau mai multe dintre genele UVr A, B sau C, prezintă o sensibilitate mai mare la unii agenți chimici decît linia tipului sălbatic și mai ales la acei agenți capabili să producă un cross-links intercatenar, cum ar fi iperita, mitomicina C și acidul nitros.

Inhibarea procesului de reparare prin excizie. Stoparea reacțiilor procesului reparator poate fi realizată pe două căi : prin acțiunea directă asupra genelor care controlează sinteza enzimelor reparatorii ; prin acțiunea asupra sistemelor de reparare, însuși asupra produșilor genelor, blocîndu-le activitatea. Acțiunea asupra genelor sistemelor de reparare se realizează prin iradierea celulelor respective sau prin tratatea lor cu substanțe chimice mutagene. O serie de mutante ale genei sistemului *hcr*⁻ de la *E.coli* constituie argumente pentru acest mod de inhibare a procesului reparator.

Al doilea mod de stopare a reacțiilor de reparare se obține prin tratarea celulelor iradiate cu cofeină și acriflavină. Feiner și Hill au descris stoparea reacțiilor de reparare în celulele de *E.coli*, *hcr*⁺ iar Witkin a observat atît modificarea supraviețuirii cît și a mutabilității celulelor de *E.coli* iradiate cu ultraviolete și tratate cu acriflavină. Cofeina a fost folosită atît în experimentele efectuate la bacterii cît și la organismele eucariote (drojdii, celule HeLa, fibroblaste de șoarece etc.). A. S. Sideropoulos și col. (1968) au observat în experiențele *in vitro* la bacterii că excizia reparatorie poate fi blocată de concentrații scăzute de cofeină, în timp ce E. M. Witkin și E. L. Farguharson (1963) a evidențiat tot la *E.coli* efectul antimutagen al cofeinei folosită în concentrații mari C. H. Clarke (1968) a arătat că, o concentrație de 0,5 mg/ml cofeină acționează ca un antimutagen în celulele de *S.pombe*, iradiate cu doze joase de ultraviolete, pentru ca în concentrații mai mari (5%) s-au observat tendințe comutagene. N. Loprieno și M. Schüpbach (1971) au arătat că, cofeina reduce drastic frecvența mutațiilor induse de ultraviolete și nitrosoguanidina în locii ad_6 și ad_7. În același timp au observat o reducere a frecvenței recombinării intragenice. Într-un studiu amplu referitor la interacțiunea cofeinei cu UV, razele X, NG, EMS, în care a folosit 11 tulpini haploide și 6 diploide de *S. cerevisiae*, A. Lopes (1971) a observat un răspuns diferențiat nu numai de la o tulpină la alta, ci și de la un experiment la altul. De exemplu prin iradierea celulelor cu UV în doză de 900 ergi/mm² și însămînțarea pe mediu complet care conținea și cofeină în diferite concentrații (0,1, 0,15, 0,20%) Lopes a observat că, unele subculturi au manifestat uneori răspuns sinergic în timp ce altele un efect antagonic la tratamentul combinat, aceasta fiind mai pronunțat la concentrațiile de 0,1 și 0,15% cofeină. Prin tratarea celulelor diploide aa ad_6/ad_6, $\alpha\alpha ad_6/ad_6$ și αa ad_6/ad_6 cu NG (100 μg și 150 μg) și cofeină în concentrație de 1×10^{-3}M, 3×10^{-3}M și 5×10^{-3} M. I. Anghel și T. Vassu (1982) au observat un efect antagonic, gradul acestuia fiind diferit de la o tulpină la alta.

M. A. Resnick (1969) și J. F. Lemontt (1971) au identificat mutante care și-au pierdut capacitatea de excizie reparatorie ; iradierea cu aceeași doză de ultraviolete a indus un număr mai mare de mutații la liniile sensibile decît la tulpinile de tip sălbatic. Lemontt (1973) a identificat patru loci- *rev1, rev2, rev3, umr*⁻ — care prin mutație sînt capabili să confere pierderea mutabilității la ultraviolete la tulpinile care le poartă. B. J. Kilbey (1975) a arătat că, în prezența reversiilor *rev1-1* și *rev3-1,* mutația este redusă la un nivel foarte scăzut, fenomen ce se confirmă dacă se iau în considerație mutantele nonsens, missens sau mutațiile directe. Cînd se combină cu *uvs.* 9—2., o prezumtivă mutantă deficientă de excizie, mutantele induse de UV scad brusc ceea ce confirmă concluzia că leziunile rămase nereparate, prin absența sau reducerea exciziei, sînt reparate pe calea unui sistem generator de mutații controlate de alelele *rev.*⁺

Repararea prin post-replicare. Repararea prin post-replicare a fost descoperită de W. D. Rupp și P. Howard-Flanders (1968) care au folosit tulpini de *E.coli* K12, defective de excizie, sensibile la radiațiile UV. Rupp și Howard—Flanders, au urmărit încorporarea timidinei marcată cu tritiu, în molecula de ADN și au constatat că, după iradierea celulelor de *E.coli* K12 se observă o inhibare a inițierii sintezei de ADN. Aceasta se datorește, după părerea autorilor, existenței în ADN a unor baze lezate care împiedică replicarea. După un timp însă se observă incorporarea de ^{3}H-timidină în molecula de ADN ; viteza de încorporare scade în raport cu doza de iradiere. Cu cît numărul dimerilor de timină din molecula ADN era mai mare, cu atît se producea o blocare mai mare a încorporării timidinei marcate. Rupp și Howard-Flanders au constatat că, după iradiere se sintetizează porțiuni mici de ADN. După calculul lungimii acestor segmente sintetizate, a numărului lor și a numărului de dimeri de timină rezultați în ADN s-a stabilit că, între acești trei parametri există o strînsă interdependență. Numărul rupturilor între fragmentele sintetizate corespunde numărului dimerilor iar lungimea fragmentelor sintetizate era egală cu distanța dintre dimerii de timină. Pe această bază autorii au constatat, în primul rînd, că dimerii existenți în molecula de ADN din celulele iradiate, reduc viteza replicării ADN, iar în al doilea rînd că enzima ce coordonează acest proces (ADN-polimerază) înaintează cu viteză mică pe matricea de pe partea opusă segmentului lezat, producînd în acest loc un gol, după care își reface viteza normală de replicare. În urma procesului de replicare catenele fiice rezultate sînt discontinue. Numărul și mărimea discontinuităților presupun că, acestea reprezintă goluri ce corespund fiecărui dimer pirimidinic din catena parentală cu rol de matriță. Prin examinarea catenelor fiice, la o oră după incubare, s-a constatat dispariția golurilor, ca urmare a unui proces de reparare, proces care a fost denumit *sistem reparator prin post-replicare* (fig. XV.7 ; XV.8 și XV.9).

Rezultatul cel mai important al experiențelor efectuate de Rupp și col. a fost demonstrarea modului în care se realizează umplerea golurilor conținute în catena fiică a ADN.

Dacă aceste goluri s-ar fi umplut printr-un proces de replicare semiconservativă, folosind ca matrice catena opusă, atunci noul ADN sintetizat trebuia să prezinte foarte multe mutații. În realitate acest lucru nu se produce, fapt care i-a condus pe autori la ideea că umplerea golurilor se realizează pe baza unui proces asemănător recombinării.

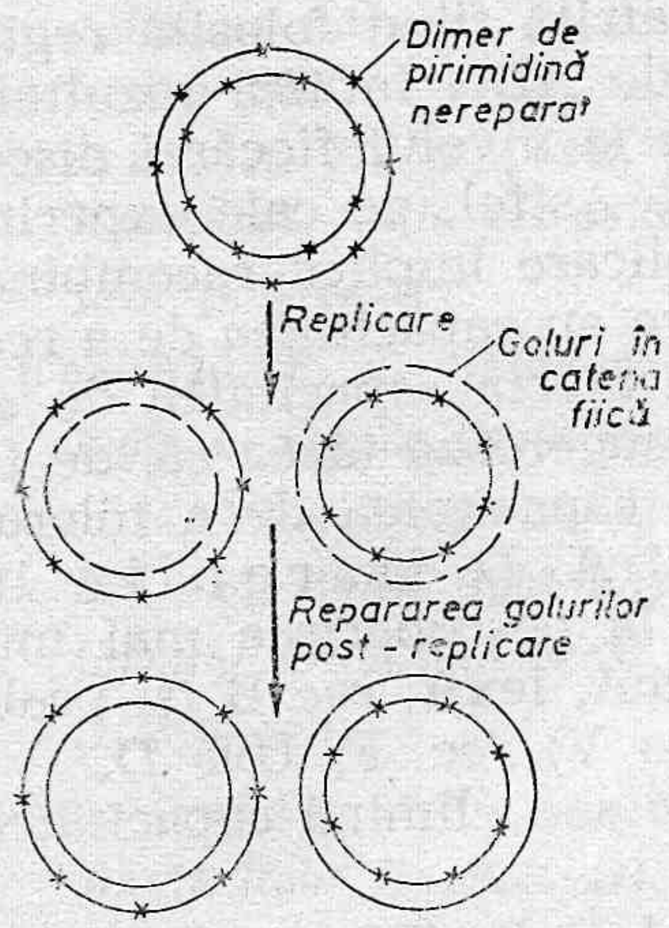


Fig. XV.7. Reprezentarea schematică a mecanismului de reparare prin postreplicare a golurilor opuse dimerilor pirimidinici, la *E. coli*. Cercurile subțiri reprezintă catenele parentale ale ADN ; prin cercurile groase sînt reprezentate catenele fiice ; dimerii pirimidinici sînt reprezentați prin × (Rupp și Howard-Flanders, 1968).

Fig. XV.8. Modelul propus de Hanawalt privind repararea prin recombinarea post-replicativă :

1 — replicarea normală. Se presupune că rămîn goluri, opuse regiunii denaturate a catenei parentale ; *II* — după replicare, cealaltă catenă parentală, din care lipsește o secvență de nucleotide, își umple golurile : *III* — ADN-polimeraza umple golurile care rămîn în catenele opuse catenei neavariate, fie în catenele parentale, fie în cele fiice ; *IV* — unele din catenele dublu helicate, cu rol de matriță pentru următoarea replicare normală nu conțin avarii. Catenele cu ADN avariat, dar avariile nu sînt îndepărtate din aceste catene (Witkin, 1969).

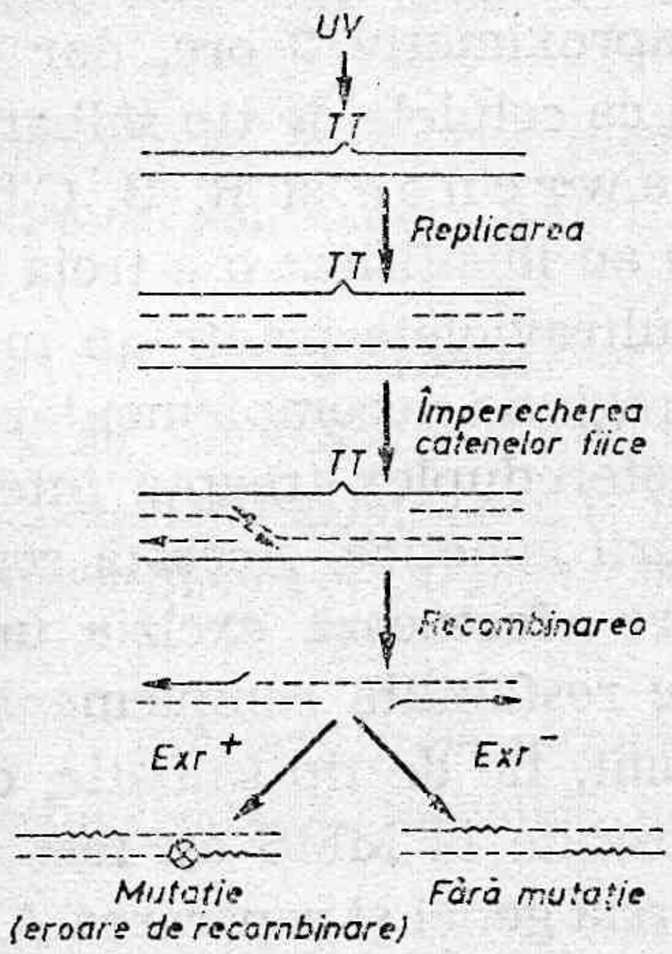


Fig. XV.9. Un posibil mecanism pentru explicarea reparării golurilor opuse dimerilor pirimidinici din tulpinile Exr+ și Exr−, prin recombinare post-replicativă :

liniile continue — reprezintă catenele parentale de ADN ; *liniile întrerupte* — reprezintă catenele fiice ; *săgețile* — indică polaritatea catenelor ; *liniile în zigzag* (ondulate) — sînt regiunile reparate prin sinteză reparatorie, în urma împerecherii catenelor fiice, ruperii și degradării catenelor parentale (Hanawalt, 1972).

Rupp și Howard — Flanders (1968) au presupus intervenția recombinării genetice după replicare, în repararea golurilor opuse dimerilor pirimidinici. În procesele de recombinare, atît catena fiică cît și cea complementară pot conține goluri, dar la niveluri diferite. În felul acesta, va fi posibilă sinteza de reparare, care va restaura secvența normală a catenei ce conține discontinuități (goluri), ca matriță fiind folosită regiunea intactă a catenei complementare. Molecula de ADN intactă rezultată în urma proceselor de recombinare care au loc la nivelul fiecărei discontinuități, este capabilă de replicare ulterioară. Astfel, pe cale experimentală s-a dovedit că, repararea prin post-replicare implică recombinarea. La *E. coli* K12 au fost identificate mutații care au capacitatea de a reduce rezistența la U.V. și de recombinare, fără a afecta capacitatea de a repara dimeri de timină prin excizie. Aceasta sugerează ideea că, de funcția genei implicată în recombinare depinde capacitatea de a tolera dimerii de timină nereparați (A. J. Clark și A. D. Margulis, 1967).

Studiile efectuate la *E.coli* K12 au dus la descoperirea mai multor gene implicate în procesul de reparare — recA, lexA, rec B (și probabil rec C), care codifică aceeași enzimă Eco-Exo V) rec F, Uvr D.

O mutație la nivelul oricărui locus reduce sau elimină capacitatea de recombinare.

Sistemul reparator acționează și în cazul leziunilor produse de diferite substanțe chimice ca etilmetansulfonat, formaldehida etc. W. Boram și H. Roman (1976) au izolat o mutantă haploidă de *S. cerevisiae* — rad_{18-3} — sensibilă la metilmetansulfonat (0,01% — v/v) și care s-a dovedit a fi sensibilă și la raze X și ultraviolete. Această cosegregă cu sensibilitatea la MMS, ca un efect al unei singure gene.

C. Auerbach și col. (1977) au arătat că, formaldehida determină rupturi în una din catenele ADN și legături încrucișate (crosslinks) între ADN și proteine. N. Magaña-Schwencke și E. Moustacchi (1980) au observat că, aproximativ 10—20% din ADN total este legat, încrucișat cu proteinele în mod spontan, cantitatea fiind sporită prin tratarea cu formaldehidă ; îndepărtarea acestora realizîndu-se în mod progresiv atît la celulele de tip sălbatic cît și la mutantele defective de excizie, și la cele sensibile la efectul letal al formaldehidei prin transferarea celulelor sau protoplaștilor tratate, pe mediu nutritiv. Îndepărtarea legăturilor încrucișate din celulele defective de excizie (rad_{1-3}) pare întîrziată cu aproximativ 2 ore, dar are loc cu aceeași cinetică și atinge același nivel ca celulele de tip sălbatic.

C. W. Lawrence și R. B. Christensen (1976), L. Prakash și col. (1979) au identificat o a treia cale implicată în repararea leziunilor produse de ultraviolete printr-un mecanism de recombinare în care este implicată o regiune necomplementară pentru o pereche de baze care formează un heteroduplex-treapta intermediară a mecanismului molecular al recombinării genetice. Această regiune este recunoscută de enzima de reparație care efectuează excizia unei catene. Printr-o sinteză limitată de ADN este restabilită complementația, rezultînd un homoduplex, care este fie mutant, fie de tip sălbatic, depinzînd de catena afectată. Mutantele hipersensibile la MMS au fost utilizate pentru stabilirea raportului dintre conversia genei și repararea ADN.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Cerutti, A. P. *Repairable damage in DNA.* În : DNA Repair Mechanisms. Ed. P. C. Hanawalt., E. C. Friedberg, C. Fred Fox. Ed. Academic Press, New York, 1978, p. 1—14.

Clark, A. J., Margulis, A. D. *Isolation and characterization of recombination deficient mutants of E. coli K12.* Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 53, 1965, p. 451—459.

Ganesan, A. K., Smith, K. C. *Dark-recovery processes in Escherichia coli, irradiated with ultraviolet light.* Journal of Bacteriology, vol. 102, nr. 2, 1970, p. 404—410.

Hanawalt, P. C. *Cellular recovery from photochemical damage. Photophysiology.* Academic Press Inc., New York, 4, 1968, p. 203—251.

Harm, Helga, Rupert, C. *Analysis of photoenzimatic repair of UV lesions in DNA by single light flashes.* I. *In vitro studies Haemophilus inluenzae transforming DNA and yeast photoreactivating enzyme.* Mutation Research, 6, 1968, p. 355—370.

Harm, Helga. *Analysis of photoenzymatic repair of UV lesions in DNA by single light flasches III. Comparaison of the repair effects at varios temperatures between +37° and —196°.* Mutation Research, 7, 1969, p. 261—271.

Muhammed, A. *Studies on the yeast photoreactivating enzyme. I.A. method for the large scale purification and some properties of the enzyme.* J. Biol. Chem., 241, 1968, p. 516—523.

Nicolau, C., Dertinger, N. *EPR of fast repair reactions by sulfhydryl and disulfide compounds in aqueous solutions.* Rad. Res. 42, 1970, p. 62—72.

Rupert, C. S. *Photoreactivation of transforming DNA by an enzyme from baker's yeast.* J. Gen. Physiol., 43, 1962, p. 573—595.

Rupert, C. S. *Photoenzymatic repair of ultraviolet damage in DNA,* II. *Formation of an enzyme-substrat complex.* J. Gen. Physiol., 45, 1962, p. 725—741.

Rupert, C. S., Harm, W. *Reactivation after photobiological damage.* Advan. Radiation Biol., 2, 1966, p. 1—81.

Setlow, R. B., Carrier, W. L. *The disappearance of thymine dimers from DNA : an error correcting mechanism.* Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 51, 1964, p. 226—231.

Setlow, J. K., Boling, N. E., and Bollum, F. J. *The chemical nature of photoreactivable lesions in DNA.* Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 53, 1965, p. 1430—1436.

Setlow, R. B., Carrier, W. L., Bollum, F. J. *Dimers of cystine in UV irradiated poly* d I : dC. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 53, 1965, b, p. 1111—1118.

Setlow, J. *Photoreactivation.* Radiation Research, Supplement, 6, 1966, p. 141—155.

Setlow, R. B., Carrier, W. L. *Pyrimidine dimers in ultraviolet-irradiated* DNA's. J. Mol. Biol., 17, 1966, p. 237—254.

Strauss, B., Reiter, H., Searashi, T. *Recovery from ultraviolete and alkylating-agent-induced damage in Bacillus subtilis.* Radiation Research Supplement, 6, 1966, p. 201—211.

Sutherland, B. M. *Enzymatic Photoreactivation of DNA.* In: *DNA Repair Mechanisms.* Ed. P. C. Hanawalt, E. C. Friedberg C. Fred Fox Ed. Academic Press New York, 1978, p. 113—122.

Weiss, B., Richadson, C. C. *Enzymatic breakage and joining of deoxyribonucleic acid. I. Repair of single-strand breaks in DNA by an enzyme system from Escherichia coli infected with T 4 bacteriophage.* Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 57, 1967, p. 1021—1028.

Witkin, E. M. *Radiation — induced mutations and their repair.* Science, 152, 1966, p. 1345—1353.

Witkin, E. M. *Mutation and the repair of radiation damage in bacteria.* Radiation Research Suplement, 6, 1966 b, p. 30—53.

Witkin, Evelyn. *The rol of DNA repair and recombination in mutagenis.* Proc. XII Intern. Congr. Genetics, vol. 3, 1969, p. 225—245.

XVI. INGINERIA GENETICĂ

Generalități. Prin inginerie genetică se înțelege un ansamblu de metode și tehnologii efectuate „in vitro" cu gene, cromozomi și, uneori, cu celule întregi, în scopul „construirii" unei structuri genetice cu proprietăți dinainte stabilite (P o p a și R e p a n o v i c i, 1982).

Ingineria genetică înlătură barierele genetice dintre specii, asigurînd schimbul de gene între specii foarte îndepărtate din punct de vedere filogenetic, introducînd în genomul unei specii gene care niciodată nu au existat acolo în condiții naturale (A l i k h a n i a n, 1979). Prin inginerie genetică se asigură deci transferul transpecific de gene (L. G a v r i l ă și M o i s a, 1979) putîndu-se combina într-un genom gene de la mai multe organisme diferite. Acesta este domeniul strict al ingineriei genetice și despre el va fi vorba în cele ce urmează. Toate celelalte aspecte cum ar fi : haploidia prin androgeneză (culturi de antere și polen), obținerea de protoplaști, efectuarea de culturi de celule și țesuturi etc. care au fost dezvoltate simultan cu punerea la punct a tehnologiei ADN recombinat, țin de domeniul bioingineriei, fiind uneori nejustificat incluse în domeniul ingineriei genetice. Doar obținerea de hibrizi parasexuali, prin fuziune de protoplaști sau de celule animale ca și de hibrizi parasexuali plante-animale ar putea eventual fi încadrată în preocupări de inginerie genetică, căci prin asemenea încercări experimentale se obține „ceva" care nu există în natură și nici nu ar putea exista fără intervenția omului.

Apariția ingineriei genetice coincide cu punerea la punct, în anul 1972, a tehnicii de fuzionare „in vitro" a moleculelor de ADN de către B e r g, J a c k s o n și S y m o n s și în anul 1973 a tehnologiei ADN recombinat de către C o h e n, C h a n g și B o y e r. Ei au construit pentru prima dată molecule hibride de ADN, biologic active, adică capabile de a se autoreplica și de a-și exercita funcția heterocatalitică (de dirijare de sinteze specifice) atunci cînd au fost reintroduse în celule gazdă adecvate. Astfel, C o h e n și colaboratorii au cuplat gene ce specifică rezistența la penicilină din plasmida de *Staphylococcus aureus* cu gene ce specifică rezistența la tetraciclină din plasmida de *Escherichia coli*, obținînd o plasmidă hibridă care deținea gene pentru rezistența la ambele antibiotice. Introdusă într-o celulă gazdă bacteriană, această plasmidă hibridă s-a dovedit a fi biologic activă, conferind gazdei dublă rezistență la antibioticele în cauză. Din acel moment era pusă la punct tehnica de a construi plasmide recombinante, tehnică care ulterior a fost numită *tehnologia ADN recombinant*. Momentul spectaculos al ingineriei genetice a fost acela în care s-au construit plasmide recombinante în care era inclusă o genă de eucariot. Prin diviziunea celulei bacteriene în care prin transformare a fost introdusă această plasmidă recombinantă (aceasta este un replicon, avînd

capacitatea de a se replica independent de cromozomul bacterian al celulei gazdă și într-un ritm mai rapid) rezultă o clonă de celule bacteriene care prezintă în ele gena eucariotă. Inserată în plasmida bacteriană devenită recombinantă, gena eucariotă este capabilă să-și exercite funcția heterocatalitică cu dirijarea sintezei unui produs specific celulei eucariote cum ar fi insulina, somatostatina, somatotropina, hemoglobina, interferonul, histone etc., folosind aparatul de traducere (ribozomi și enzime) al celulei bacteriene. Replicarea genei eucariote cade sub controlul replicon-ului plasmidei.

În natură, transferul de material genetic (flux genetic) se realizează doar între indivizi care aparțin aceleiași specii prin mecanisme ale reproducerii sexuate, între specii diferite existînd bariere genetice care împiedică de regulă schimbul informației genetice. La bacterii, transferul de gene în condiții naturale se realizează pe una din următoarele căi: transformarea, conjugarea, transducția (transfer mediat de fagi temperați la trecerea de la ciclul lizogen la ciclul litic) și sex-ducția (transfer mediat de factorul de sex recombinant — plasmida F). La eucariote, transferul de gene se face prin intermediul complicatelor mecanisme ale sexualității care implică fenomene compensatorii precum formarea gameților în procesul diviziunii meiotice și unirea gameților de sex opus (fecundație).

Obținerea pasagerului adică a genei/genelor ce urmează a fi transferate. a. *Folosirea endonucleazelor de restricție (restrictaze).* Una dintre cele mai uzuale metode de realizare a ADN recombinant implică fragmentarea specifică a moleculelor de ADN care urmează să participe la recombinare. În acest proces de fragmentare intervin enzime numite endonucleaze de restricție sau restrictaze care sînt de fapt dezoxiribonucleat-oligonucleotidil-hidrolaze (E.C.3.1.4.X). Aceste enzime au fost descoperite de către A r b e r și L i n n în 1969 și au capacitatea de a tăia orice moleculă bicatenară de ADN în fragmente de o anumită lungime numite restricte și care pot fi separate pe geluri de poliacrilamidă sau de agaroză (fig. XVI.1). Lungimea restrictelor depinde de frecvența cu care în molecula intactă de ADN apare secvența de nucleotide recunoscută cu mare specificitate de către endonucleaza de restricție.

Se cunosc peste o sută de specii bacteriene producătoare de restrictaze și peste o sută de asemenea enzime (M u r r a y, 1980). În celula bacteriană endonucleazele de restricție îndeplinesc un rol major. În mod normal, moleculele sau fragmentele de molecule de ADN exogen, străin celulei bacteriene, provenind din genomuri virale, plasmide bacteriene sau cromozomi bacterieni eliberați în urma lizei altor celule bacteriene, atunci cînd pătrund în celula bacteriană nu sînt replicate, dispărînd rapid, celula gazdă menținîndu-și constantă informația genetică normală (G. Z a r n e a și colab., 1980). Dispariția ADN exogen se realizează în urma degradării (hidrolizei) sale sub acțiunea unor restrictaze specifice sintetizate de către celula gazdă. Acest fenomen poartă numele de restricție. Fenomenul de restricție este însă asociat de regulă cu fenomenul de modificare, realizat cel mai adesea prin metilarea enzimatică (sub acțiunea unor metilaze de mare specificitate) a unor baze azotate situate chiar la nivelul secvenței recunoscută de către restrictază. Modificarea este realizată de regulă la ADN propriu al celulei gazdă bacteriene, ceea ce are o profundă semnificație adaptativă, căci în urma modificării ADN al celulei gazdă, acesta nu cade sub incidența acțiunii hidrolitice a propriilor restric-

taze. Astfel, modificarea prin metilare a ADN, în acest caz, are rol protector și este comparabilă cu sistemul protector întîlnit la organismele producătoare de antibiotice, alcaloizi, venin etc. și care „scapă" de acțiunea nocivă a propriilor lor produși de sinteză prin modificări chimice sau conformaționale ale unor componente celulare (ribozomii la microorganismele producătoare de antibiotice, proteinele fusoriale — tubulinele la plantele producătoare de colchicină sau vinblastină etc.). Cînd însă procesul de modificare are loc și la nivelul ADN străin, pătruns în celulă, atunci acesta scapă de acțiunea hidrolitică a restrictazelor celulei gazdă, putînd fi replicat de către această celulă, îndeplinindu-și și funcția heterocatalitică cu alegerea căii lizogenice sau a căii litice (decizia binară) în cazul ADN fagic sau cu participarea la recombinarea genetică în cazul fragmentelor de ADN bacterian provenit de la alte tulpini bacteriene. Cele două fenomene sînt adesea descrise cuplat ca fenomenul de restricție-modificare.

Restrictazele permit celulei bacteriene să recunoască și să degradeze orice ADN străin pătruns în celulă dacă acesta nu a suferit imediat după pătrunderea în celula gazdă procesul de modificare.

Denumirea restrictazei are la bază tulpina bacteriană care o produce. Astfel, *Proteus vulgaris* produce o restrictază numită Pvu II care recunoaște în orice ADN secvența C—A—G—C—T—G, tăind catena între G și C. *Serratia marcescens* produce restrictaza Sma I care recunoaște secvența C—C—C—G—G—G, tăind între C și G. *Xanthomonas malvacearum* produce restrictaza Xma I, avînd ca secvență țintă C—C—C—G—G—G, dar tăind între primul și cel de al doilea rest Citidil. Tot această bacterie produce restrictaza Xma II avînd ca secvența țintă C—T—G—C—A—G și crestînd între A și G.

Mult folosite în tehnologia ADN recombinant au fost următoarele restrictaze : EcoRI — produsă de tulpina RY13 de *E. coli* și care recunoaște secvența G—A—A—T—T—C, clivînd între G și A (aceeași tulpină bacteriană produce variantele EcoRI′ și EcoRI* care recunosc secvențele R—R—A—T—Y—Y respectiv A—A—T—T, tăind între A și T în primul caz și înaintea primului rest Adenil, în cel de al doilea) ; EcoRII — produsă de tulpina bacteriană *E. coli*/R245, recunoscînd secvența C—C—T—G—G și tăind înaintea primului rest Citidil ; Bam H I — produsă de *Bacillus amyloliquefacies H*, recunoscînd secvența G—G—A—T—C—C și tăind între resturile Guanozil ; Hinc II și Hind II — produse de *Haemophilus influenzae c*, respectiv *d*, recunoscînd secvența A—T—C—G—A—T și tăind între primul A și T etc.

După cum se poate vedea, secvența de nucleotide recunoscută de către restrictază are o lungime de 4—6 perechi de nucleotide. Se consideră că, recunoașterea specifică de către restrictaze a unor asemenea secvențe are la bază faptul că aceste secvențe au o bisimetrie rotatorie alcătuind ceea ce se numește un palindrom. Acesta reprezintă o secvență care este una dacă este citită din direcția 5′ spre 3′ și rămîne aceeași atunci cînd este citită din direcția 3′ spre 5′ pe ambele catene, avînd eventual la mijloc una sau cîteva nucleotide care reprezintă axul de simetrie. Astfel, secvența A—T—C—G—A—T recunoscută de către Hinc II și Hind II este un palindrom tipic în care C—G reprezintă axul său de simetrie. Pentru o și mai clară înțelegere se dau adesea exemple din limbaj unde palindromul este definit ca fiind cuvîntul sau expresia ce pot fi citite din ambele direcții, avînd același înțeles. Ex. ABBA, MADAM, RADAR, ELE FAC CAFELE etc.

Aceeași moleculă de ADN supusă acțiunii diferitelor restrictaze va da fragmente diferite. Cum fiecare fragment (restrict) poate deține secvența de nucleotide a uneia sau a cîtorva gene se înțelege că pe această cale a supunerii ADN, izolat dintr-o sursă oarecare, acțiunii diverselor restrictaze, se obțin diferite gene care pot fi apoi separate electroforetic sau prin alte metode. Tăierea moleculei de ADN de către restrictaze nu reprezintă altceva decît desfacerea de către acestea a legăturilor fosfodiesterice din ADN bicatenar la nivelul sitului de atac (plasat între două nucleotide succesive) din cadrul secvenței recunoscute în mod specific. Cînd restrictaza desface punțile fosfodiesterice situate față în față la același nivel pe cele două catene ale dublului helix ADN, are loc ruperea dublului helix cu formarea de fragmente cu capete ce rămîn bicatenare (capete tocite-blunt ends). Cînd însă producerea de tăieturi (brese) se realizează în trepte, adică între două tăieturi există o distanță oarecare, tăieturile nefiind la același nivel pe ambele catene ale dublului helix rezultă, ca urmare a aranjamentului bisimetric rotatoriu (palindromic), fragmente de ADN cu capete (extremități) monocatenare coezive (adezive sau lipicioase). Unele restrictaze generează însă fragmente cu capete tocite, deci fără extremități coezive monocatenare. Pentru ca aceste fragmente să fie folosite în tehnologia ADN recombinant este necesară adăugarea la asemenea capete de secvențe monocatenare lungi de cîteva nucleotide. Enzima terminal-dezoxinucleotidil-transferaza are capacitatea de a cataliza asemenea reacție de alungire a unei catene ADN printr-o polimerizare cu condensare lineară, fără a necesita prezența vreunei matrițe. Se creează astfel extremități adezive artificiale printr-o tehnică imaginată de K h o r a n a, constînd în supunerea fragmentelor liniare de ADN acțiunii unei exonucleaze produsă de bacterii infectate cu fagul lambda care degradează înapoi catena de la capătul 5′, creind capete libere monocatenare cu extremități 3′. La aceste extremități terminal — transferaza adaugă treptat nucleotide identice plasate în mediul de reacție „in vitro", realizînd extremități monocatenare reprezentate de poli-A sau poli-T respectiv poli-G sau poli-C, astfel încît, dacă un fragment de ADN va avea extremitățile poli-A, cel cu care urmează să fie cuplat va trebui să aibe extremități poli-T. Experimentatorul este cel care decide felul extremităților adezive ce urmează a fi construite cu ajutorul terminal-transferazei (fig. XVI.2).

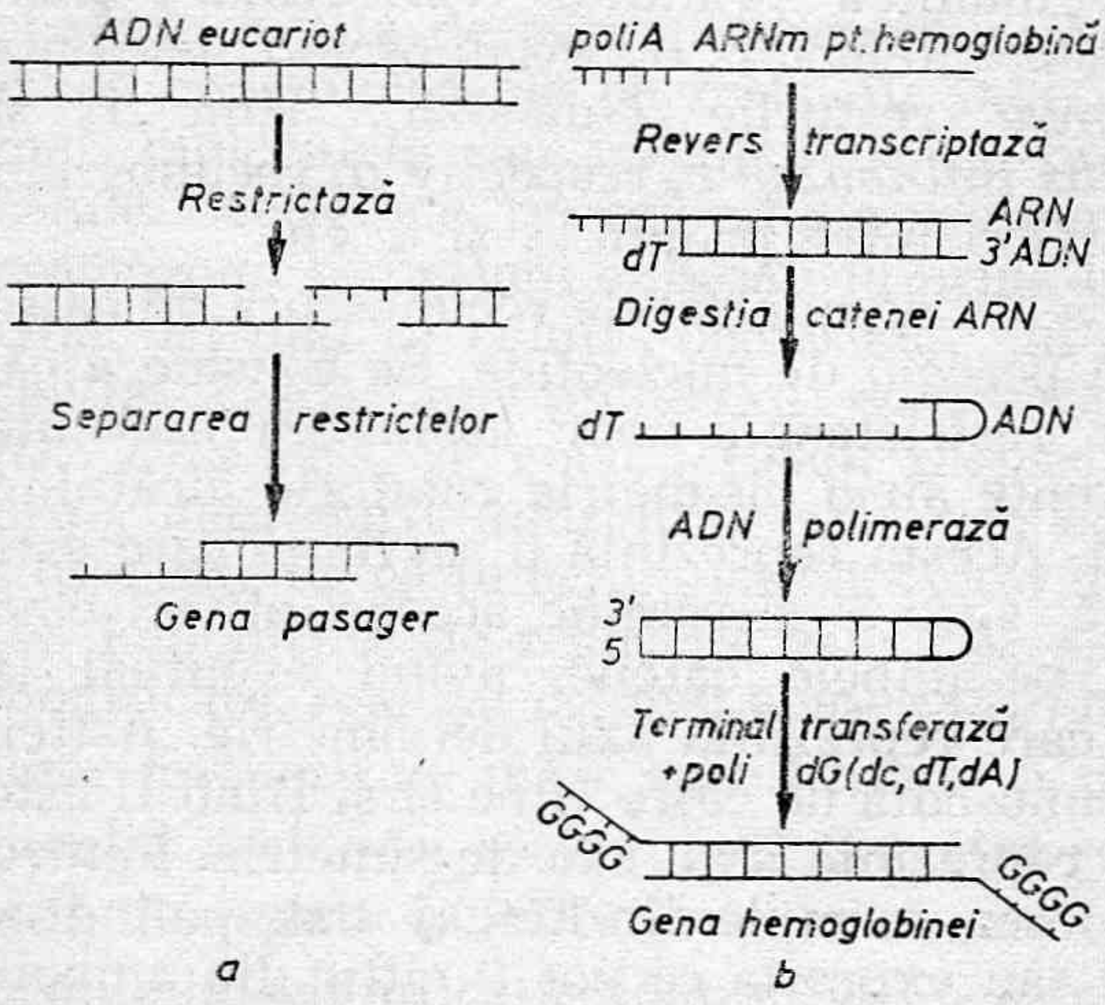


Fig. XVI.1. Obținerea pasagerului : (a) cu ajutorul restrictazelor ; (b) cu ajutorul reverstranscrierii.

Cînd situl de atac al restrictazei se află în interiorul secvenței genice și molecula de ADN este scindată chiar la nivelul acesteia, gena de interes este inactivată și în acest caz folosirea unei asemenea restrictaze este lipsită de sens. Extremitățile monocatenare adezive (coezive), fie naturale, fie artificiale, prezintă secvențe complementare de nucleotide, care

fac ca atunci cînd vin în contact „in vitro", să se reasocieze instantaneu spre a restabili structura bicatenară prin formarea de perechi specifice de baze de tip Watson-Crick (A—T, T—A, C—G, G—C) menținute cu ajutorul punților de hidrogen. De aceea, asemenea extremități monocatenare s-au considerat a fi „cozi adezive".

Pentru izolarea genei se mai preconizează folosirea factorilor proteinici (ARN — polimerază dependentă de ADN și alte proteine specifice) care se pot lega la ADN avînd capacitatea de a recunoaște în el secvențe specifice ce corespund anumitor gene. Aceste proteine legate la ADN, protejează segmentele respective din ADN (segmente care pot reprezenta diferite gene de interes) față de digestia cu DN-ază (dezoxiribonuclează). Sub acțiunea unei asemenea enzime este hidrolizată (degradată) toată molecula de ADN cu excepția segmentului cu care proteina specifică a fost asociată. Această proteină este apoi îndepărtată cu ajutorul unor alte enzime cu specificitate pentru proteină, dar care lasă intact segmentul de ADN. Acest segment de ADN este ulterior separat și el reprezintă gena sau genele care ne interesează.

b. **Folosirea reverstranscrierii.** Fenomenul reverstranscrierii, descoperit în anul 1970 de către Temin, Mizutami și Baltimore implică sinteza unei catene de ADN pe matriță de ARN. Această reacție, reprezentînd un revers al dogmei centrale a biologiei moleculare, este catalizată de o enzimă specifică izolată din virionii virusurilor oncogene ARN din familia *Retroviridae* ca și din celulele eucariote infectate cu asemenea virusuri sau din celule transformate malign. Reverstranscriptaza este o ADN — polimerază dependentă de o matriță ARN, catalizînd polimerizarea dezoxiribonucleotidelor pe o matriță de ARN (reverstranscriere). Condițiile realizării reacției de reverstranscriere sînt bine cunoscute și redate în lucrări de sinteză recente (Antohi și L. Gavrilă, 1981; L. Gavrilă și Dăbală, 1981).

Folosirea reverstranscrierii în obținerea pasagerului se bazează pe proprietățile fizico-chimice ale unor gene eucariote care sînt sintetizate în celule eucariote specializate în care cea mai mare parte a cantității de proteine celulare are la bază aportul unei singure proteine (ex. hemoglobina în eritrocite, fibroina în celulele glandelor sericigene, insulina în celulele pancreasului endocrin etc.). Se realizează mai întîi o izolare a ARN mesager din asemenea celule. Cea mai mare proporție din ARNm total al unor asemenea celule specializate este reprezentată desigur de moleculele de ARNm purtător al mesajului pentru sinteza proteinei considerate : hemoglobina, fibroina, insulina etc. Șansa de a izola asemenea ARNm este considerabil mărită datorită cantității sale prevalente în celulă. După izolarea ARNm specific, acesta este folosit într-un sistem acelular de sinteză („in vitro") ca matriță pentru sinteza unei catene ADN care după hidroliza matriței ARN cu ajutorul unor ribonucleaze de tip H este trecută în stare bicatenară, folosind o ADN-polimerază obișnuită (dependentă de ADN). Rezultă un segment bicatenar de ADN care nu este altceva decît gena pentru proteina considerată (v. fig. XVI.1). Monocatena de ADN sintetizată pe matriță de ARNm sub acțiunea reverstranscriptazei se mai numește și ADN complementar (ADNc).

Metoda reverstranscrierii pentru sinteza diferitelor gene eucariote (altele decît cele funcționale în celule specializate și în care cantitatea de ARNm pentru o anumită specie de proteină este foarte mare) este totuși

limitat aplicată tocmai datorită dificultăților legate de izolarea unui ARNm specific spre a fi folosit în calitate de matriță.

c. *Sinteza pe cale chimică a genei pasager.* Chimia organică pune astăzi la dispoziția ingineriei genetice tehnici eficace de sinteză chimică a genelor fără a folosi o matriță preexistentă, ci numai cunoscînd secvența de nucleotide a unei gene date (acest lucru este astăzi fezabil datorită punerii la punct a unor metode rafinate de secvențiere a ADN). De asemenea pot fi sintetizate secvențe genice inexistente în natură, al căror produs nici nu este cunoscut de către investigator. Prima realizare epocală în această direcție este datorată colectivului lui G. Khorana care în anul 1970 a reușit să sintetizeze gena pentru ARNt de drojdie care transportă adenina la locul biosintezei proteinice (ribozomi). În domeniul sintezei artificiale a genei, realizări importante au fost de asemenea obținute de către A. Kornberg și P. Berg. Gena artificială pentru ARNt de drojdie care transferă adenina are o secvență de 77 nucleotide, secvență care a fost dedusă de către Khorana și col., pe bază de complementaritate, după ce în prealabil Holley și colaboratorii săi, între 1965—1967 descifrase secvența le nucleotide a ARNt pentru alanină, izolat din drojdia de bere. În vederea sintezei genei pentru acest ARNt au fost mai întîi sintetizate oligonucleotide, folosind nucleotid-kinaze. Ulterior, oligonucleotidele au fost unite în polinucleotide cu ajutorul ADN ligazei. Se pare că, sinteza pe cale pur chimică a genei este de viitor.

Pregătirea vehiculului molecular (vector molecular). Intenția de a introduce într-o celulă bacteriană o genă eucariotă obținută pe una din căile descrise mai înainte este lipsită de sens. Această genă, în fond un segment de ADN bicatenar, nu s-ar putea menține și ca urmare nici „exprima" în celula bacteriană deoarece ar fi de îndată hidrolizată de către DN-azele celulei bacteriene, pierzîndu-se astfel informația genetică pe care o poartă. Așa că, pentru a fi înlăturată o astfel de degradare ireversibilă a genei eucariote, aceasta trebuie să fie sudată, adică să fie inserată într-o altă moleculă de ADN care îi oferă protecție față de aceste enzime prin forma sa circulară și care joacă rolul unui veritabil vehicul molecular. În vederea îndeplinirii funcțiilor de introducere, menținere prin replicare și funcționare a genei eucariote în celula bacteriană, vehiculul molecular trebuie să îndeplinească următoarele condiții :

— să fie capabil de replicare autonomă (de a funcționa ca replicon) într-o celulă gazdă bacteriană corespunzătoare ;

— situl de inserție al genei eucariote în vehicul trebuie să fie situat astfel încît prin inserția sa să nu fie alterată o funcție esențială a vehiculului ;

— vehiculul să prezinte un marker simplu pentru selecția rapidă și eficientă a celulelor transformate, cum ar fi un determinant al rezistenței la antibiotice sau al capacității de a conferi imunitate (de ex. la colicină sau la fagi), sau al producerii de plaje de liză fagică caracteristice, sau caracter de auxotrofie (ex. dependență de histidină sau triptofan) ;

— să ofere o cale de a distinge sau preferabil de a selecționa moleculele de ADN recombinant (pasager + vector) de ADN al vectorului. Aceste condiții sînt cel mai bine îndeplinite de către plasmidele bacteriene cu rol de conjugon, apoi de către fagi de tip lambda sau combinații plasmide-fagi, atunci cînd se urmărește transferul genei eucariote în

celula bacteriană. Cînd se urmărește transfer de gene în celule de mamifer se folosește ca vector ADN al virusului SV 40. Replicîndu-se autonom față de genomul gazdă, fiind ea însăși un replicon, plasmida bacteriană replică totodată și gena eucariotă inserată în ea. Vectorul mai trebuie să aibe dimensiuni mici pentru a fi facilitată pătrunderea în celula gazdă (prin transformare) și să fie obișnuită pentru bacteria receptoare, pentru a fi tolerată de aceasta. Vectorul îndeplinește astfel funcția unui veritabil „cal troian", care introduce într-o celulă bacteriană o genă care niciodată nu a fost acolo.

Cele mai bune plasmide ce sînt folosite ca vectori trebuie să aibe dimensiuni corespunzînd la 3 000—20 000 perechi de nucleotide. Asemenea plasmide trebuie să poarte totodată un număr mic de situri de atac pentru restrictazele mai uzuale precum EcoRI, Hind III și BamHI și unul sau cîțiva markeri de rezistență la antibiotice spre a permite selecționarea lor în prezența acestora (G. Zarnea și colab., 1980). Plasmida pBR_{322} are un singur sit de clivare pentru restrictaza Pst, localizat în cadrul genei care determină rezistența la ampicilină. Deși rezistența la ampicilină este anulată prin inactivarea genei în urma acțiunii restrictazei, plasmida păstrează intactă gena pentru rezistența la tetraciclină ce poate fi folosită ca marker. În această plasmidă s-a realizat inserția genei insulinei de șobolan în cadrul unor experiențe de inginerie genetică devenite „clasice".

Fagul lambda este folosit ca un vector, deoarece sub acțiunea unor endonucleaze specifice care acționează în centrul moleculei sale de ADN, este eliminată partea din moleculă care nu este esențială în replicare, în locul ei fiind inserată gena pasager ce poate avea pînă la 20 000 perechi de nucleotide, ceea ce ar corespunde la circa 20 de gene. Pentru a realiza integrarea, pasagerul și vectorul trebuie să fie sensibili la, și în consecință tratați cu, o aceeași restrictază, spre a se produce același tip de extremități adezive complementare.

Formarea himerei moleculare (ADN recombinant). Himera moleculară, adică ADN recombinant, reprezintă o moleculă de ADN care a rezultat din sudarea a două sau mai multe fragmente de ADN, reprezentînd gene care provin

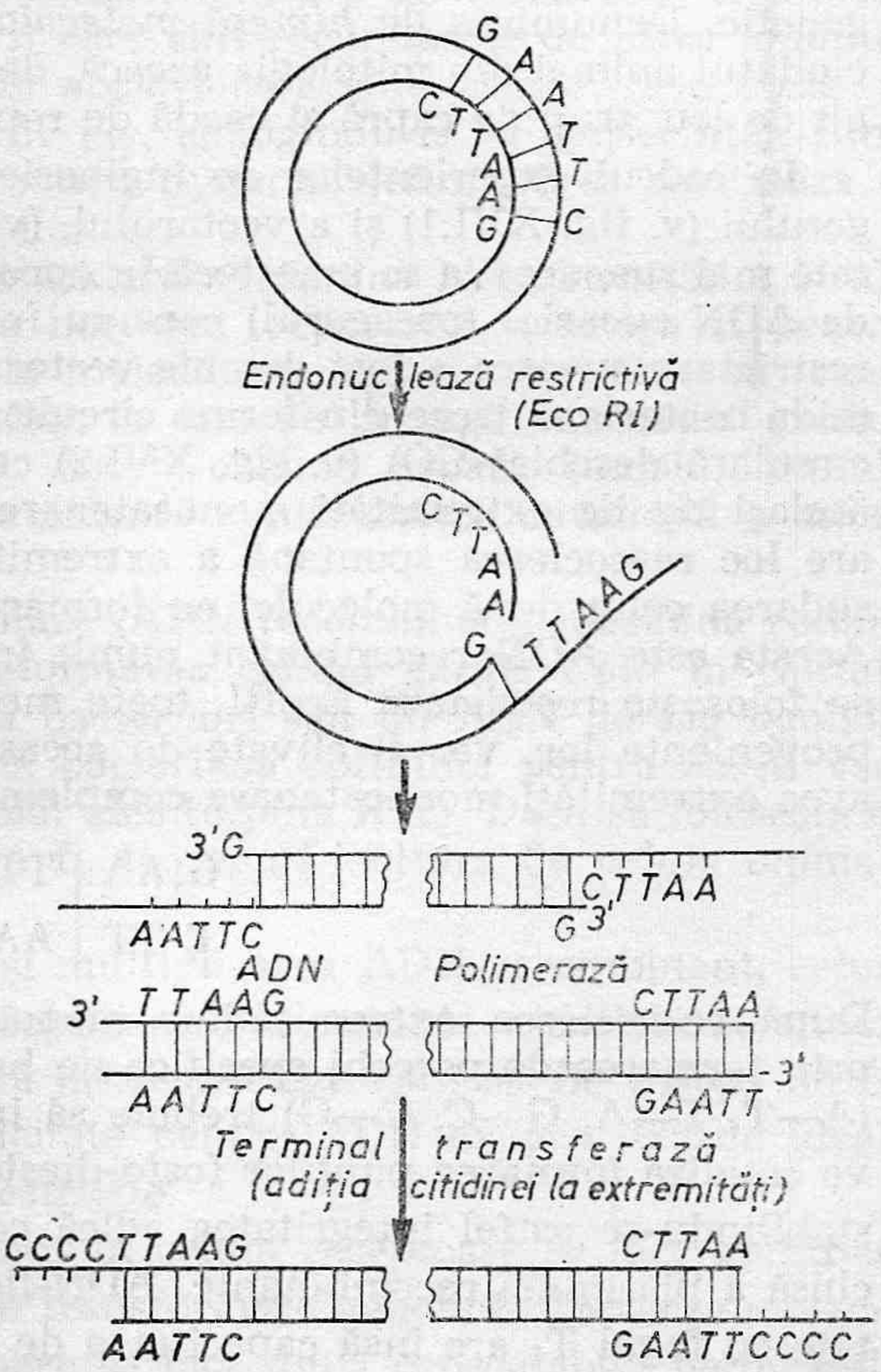


Fig. XVI.2. Pregătirea vehiculului.

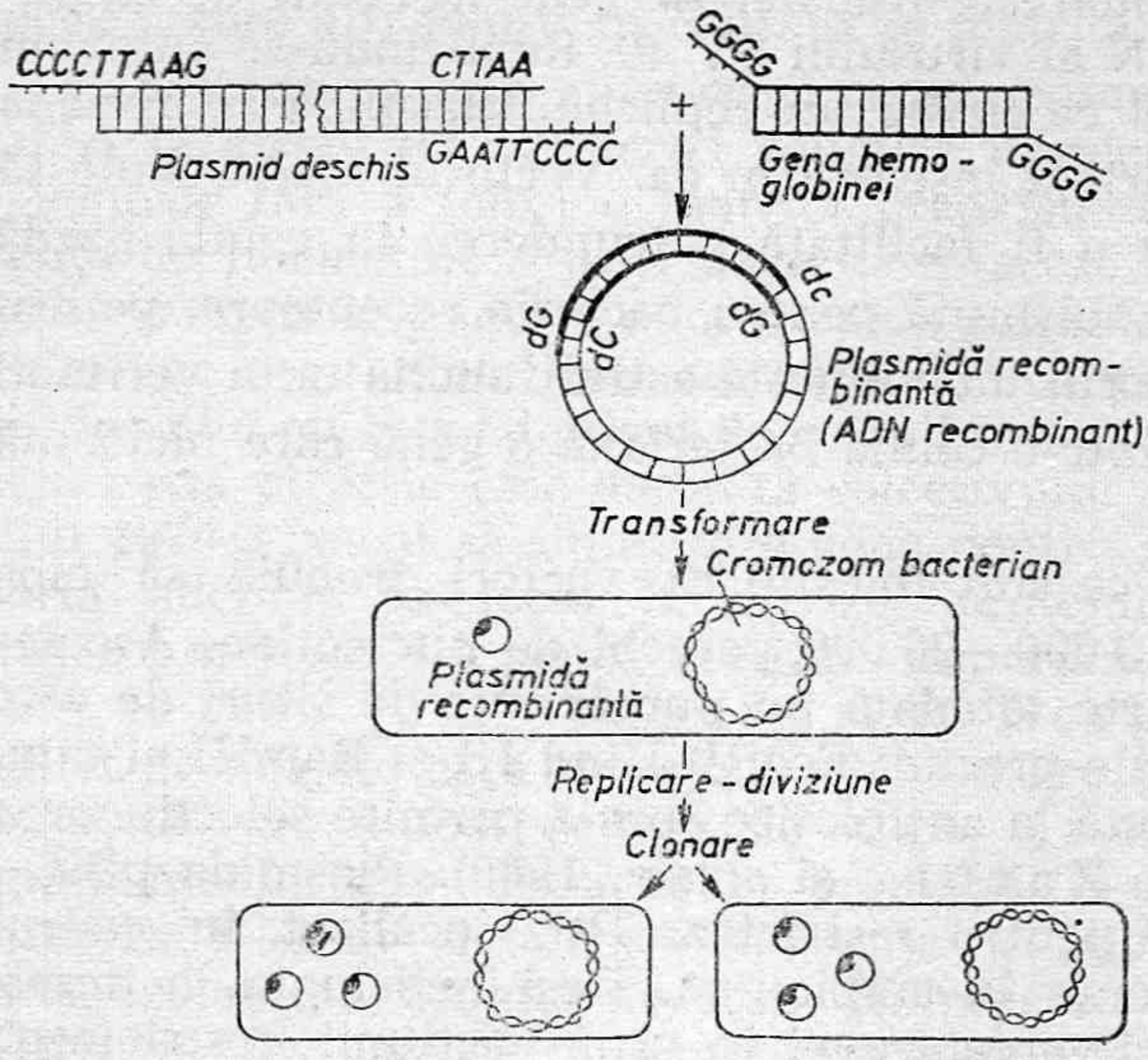


Fig. XVI.3. Obținerea ADN recombinant și clonarea genei eucariote.

de la specii diferite. În natură o asemenea combinare este practic imposibilă datorită barierelor genetice dintre specii care sînt îndepărtate filogenetic. Denumirea de *himeră moleculară* este provenită de la *Hymera*, ciudatul animal din mitologia greacă, despre care se spune că avea cap și gît de leu, trup de capră și coadă de reptilă și care scotea flăcări pe nări.

În cadrul experiențelor de inginerie genetică, după pregătirea pasagerului (v. fig. XVI.1) și a vectorului, (v. fig. XVI.2) după procedeele arătate mai sus, aceștia se amestecă în eprubetă. Cînd se amestecă fragmente de ADN eucariot (pasagerul) care au fost obținute sub acțiunea aceleiași restrictaze cu care a fost deschis vectorul (sub acțiunea restrictazei plasmida bacteriană trece din forma circulară covalent închisă-CCC, în forma circulară deschisă-CO) (v. fig. XVI.2) cele două componente prezentînd același tip de extremități monocatenare (capete adezive complementare) are loc reasocierea spontană a extremităților complementare, respectiv sudarea celor două molecule, cu formarea unui ADN hibrid (fig. XVI.3). Acesta este ADN recombinant numit încă plasmidă recombinantă. Dacă se folosește restrictaza EcoRI, toate moleculele de ADN, indiferent de proveniența lor, vor fi clivate de aceasta, rezultînd fragmente care vor avea extremități monocatenare complementare derivate astfel :

$$\begin{array}{l|l} G\downarrow AA & TTC \\ C\ TT & AA\downarrow G \end{array}$$

După reasocierea extremităților monocatenare complementare (adezive) prin formarea de perechi specifice de baze azotate de tip Watson-Crick (A—T, T—A, G—C, C—G) trebuie să intervină enzima ADN-ligază care va cataliza formarea punților fosfo-diesterice, eliminîndu-se breșele și restabilindu-se astfel integritatea adică continuitatea circular covalent închisă a plasmidei recombinante. ADN-ligaza sintetizată de bacterii infectate cu fagul T_4 are însă capacitatea de a lega covalent, trainic, molecule bicatenare de ADN cu capete teșite, adică fără extremități monocatenare adezive. În cazul în care moleculelor participante în crearea ADN recom-

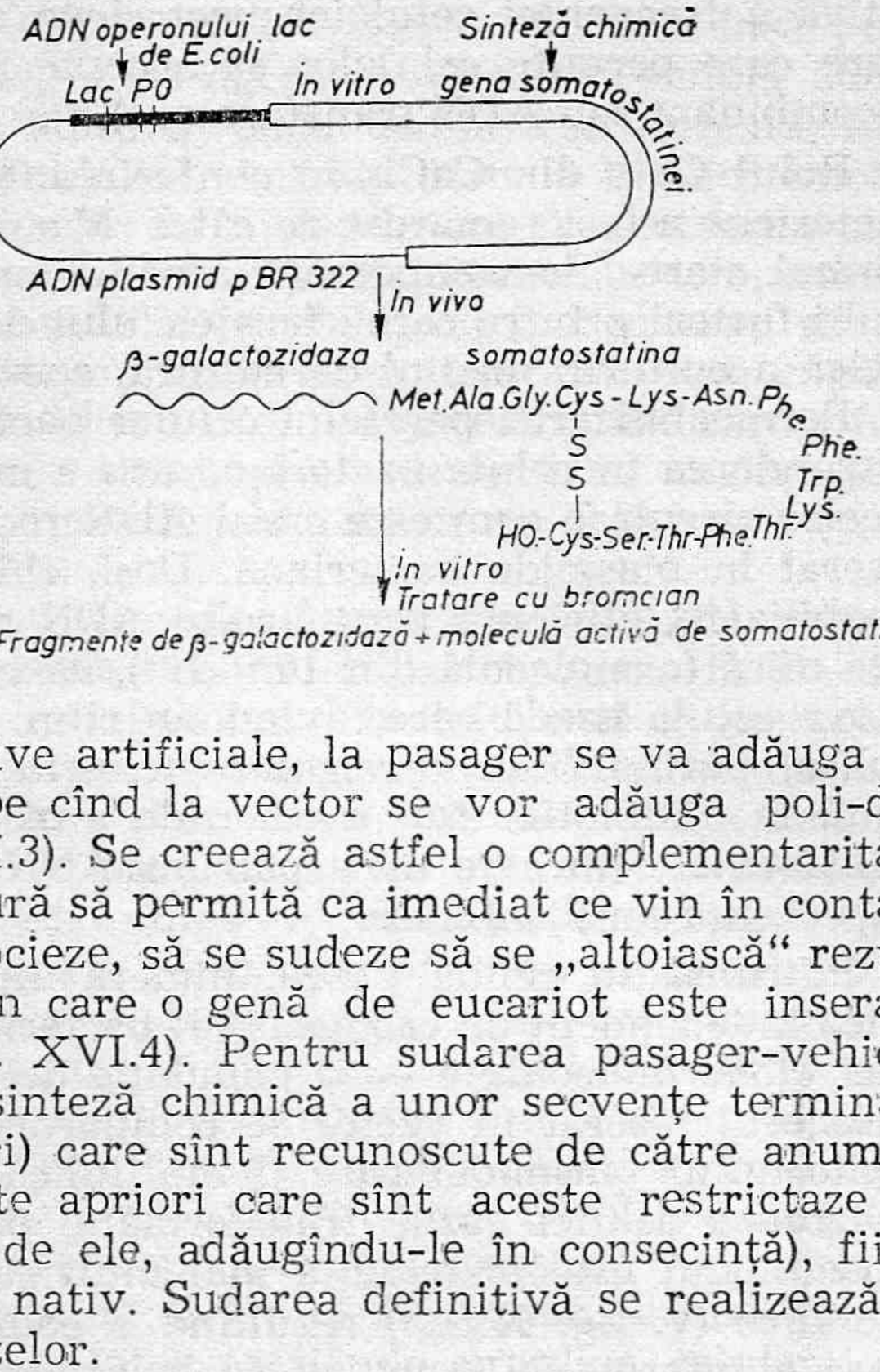


Fig. XVI.4. Schema obținerii moleculei hibride de p BR 322 și gena somatostatinei.

binant li se adaugă „cozi" adezive artificiale, la pasager se va adăuga de exemplu poli-dA sau poli-dC, pe cînd la vector se vor adăuga poli-dT, respectiv poli-dG — (v. fig. XVI.3). Se creează astfel o complementaritate artificială, dar care este în măsură să permită ca imediat ce vin în contact pasagerul și vectorul să se reasocieze, să se sudeze să se „altoiască" rezultînd astfel himera moleculară în care o genă de eucariot este inserată într-o plasmidă bacteriană (fig. XVI.4). Pentru sudarea pasager-vehicul se mai poate folosi metoda de sinteză chimică a unor secvențe terminale de circa 10 nucleotide (decameri) care sînt recunoscute de către anumite restrictaze (cercetătorul cunoaște apriori care sînt aceste restrictaze și care secvențe sînt recunoscute de ele, adăugîndu-le în consecință), fiind asemănătoare acelora din ADN nativ. Sudarea definitivă se realizează și în acest caz tot cu ajutorul ligazelor.

Este posibil ca în himera moleculară să rămînă la extremitățile 5′ ale secvenței originale leziuni. Este necesară repararea acestora și pentru acest lucru se introduc himerele moleculare într-un amestec al celor patru dezoxiribonucleotid-trifosfați, la care se adaugă enzimele exonucleaza III și o ADN-polimerază. Aceste enzime repară (închid) breșele rămase, iar în final ADN-ligaza asigură continuitatea covalentă a moleculei.

Introducerea himerei moleculare (ADN recombinant, plasmida recombinantă) în celula gazdă. Transformarea celulei gazdă. Cînd în calitate de vector s-a folosit o plasmidă bacteriană sau un ADN de fag lambda, gazda va fi obligatoriu o tulpină bacteriană obișnuită pentru acești vectori (de obicei bacteria *E. coli,* mai ales tulpina K12). Dacă se folosește ca vector ADN de SV40, gazda va fi de regulă cultura de celule animale CV-1P.

Spre a permite menținerea și multiplicarea ADN recombinant, celula gazdă bacteriană trebuie să îndeplinească o condiție esențială și anume să prezinte un sistem de sinteză de restrictaze care să fie însoțit de un sistem de modificare cu specificitate pentru ADN exogen. Gazda ideală este cea lipsită de sistemul de restricție.

Pătrunderea ADN recombinant în celula receptoare se face printr-un procedeu identic cu procesul de transformare genetică. Trecerea moleculelor hibride în celulele receptoare se face după o prealabilă permeabilizare a membranelor acestora cu $CaCl_2$ care determină o creștere semnifi-

cativă a frecvenței celulelor bacteriene aflate în stare de „competență", stare care permite celulelor să accepte molecule de ADN exogen (ADN recombinant sau ADN transformant).

Rolul Ca^{2+} din $CaCl_2$ în conferirea stării de „competență" celulelor bacteriene a fost remarcat de către M a n d e l și H i g a în 1970. În mod normal starea de competență a celulelor bacteriene este dependentă de mulți factori printre care : faza ciclului de diviziune celulară, starea fiziologică a culturii, mediul de cultură, specia bacteriană etc.

Permeabilizarea peretelui celular bacterian cu ajutorul $CaCl_2$ permite pătrunderea în celula bacteriană atît a moleculelor liniare de ADN cît și a celor circulare cum este cazul ADN recombinant în care pasagerul este inserat în plasmida bacteriană. Deși, chiar și în aceste condiții de permeabilizare, eficiența transferului ADN recombinant în celula receptoare este mică (o moleculă din 10^5—10^3), ea este suficientă spre a transforma cîteva celule gazdă care, avînd un ritm rapid de diviziune, se vor multiplica, putînd fi ușor recunoscute prin urmărirea markerilor de rezistență la antibiotice sau a celor de auxotrofie. Celulele care nu au fost transformate (în care nu a pătruns ADN recombinant) nu supraviețuiesc în prezența antibioticelor.

Pătrunsă în celula gazdă, himera moleculară se replică autonom, adică independent de cromozomul bacterian al celulei gazdă, dînd naștere unei clone moleculare — o populație de molecule de ADN recombinant. Pasagerul inserat în vector se comportă pasiv, adică cade sub controlul repliconului plasmidei care îl multiplică odată cu replicarea sa. Prin diviziunea celulei gazdă transformate, populația de molecule de ADN recombinant este distribuită mai mult sau mai puțin echilibrat la celulele fiice (v. fig. XVI.3) rezultînd o colonie de celule bacteriene purtătoare a informației genetice de la o specie de care este separată prin bariere genetice, adică cu care în mod normal nu realizează schimb de material genetic. Asemenea microorganisme se numesc *microorganisme himere*.

Cînd se transferă gene eucariote în celula bacteriană, exprimarea acestora nu are loc datorită faptului că, mecanismele moleculare de citire a informației genetice pe care le posedă celula bacteriană nu pot recunoaște semnalele transcrierii proprii celulei eucariote. Pentru a fi îndepărtat acest impediment, se adaugă la partea dinainte a genei eucariote o genă bacteriană completă sau numai un sector din gena bacteriană (sau dintr-un operon) care conține semnalele ce declanșează citirea informației genetice bacteriene (v. fig. XVI.4). Astfel, cuplată cu acest semnal și inclusă în plasmida bacteriană, gena eucariotă va putea fi exprimată în celula bacteriană. Transcrierea genetică va fi inițiată la nivelul semnalului specific bacterian și va continua la nivelul genei eucariote. În acest caz transcriptul va fi un ARN mixt bacterio-eucariot, iar produsul traducerii va fi o proteină hibridă, avînd un sector specificat de gena bacteriană și altul specificat de gena eucariotă. Se produce astfel ceea ce nu s-a putut niciodată produce în natură ; o proteină animală sau vegetală într-o bacterie ! Evident, există metode de a desface pe cale chimică sectorul bacterian al acestei molecule proteinice eucariote (v. fig. XVI.4), separîndu-se o moleculă proteinică strict eucariotă.

Identificarea prezenței ADN recombinant în celula gazdă și a produsului genei transferate. Este ușor de identificat celulele în care a fost clonat ADN recombinant, deoarece aceste celule transformate pot fi

selecționate urmărind markerii genetici ai vehiculului. Mult mai dificilă apare însă identificarea pasagerului legat de vehicul. Au fost însă puse la punct și metode de identificare a pasagerului. Cea mai simplă apare a fi metoda hibridării „in situ", adică în chiar celula transformată, fără a fi necesară izolarea ADN recombinant. Această metodă implică imobilizarea coloniilor bacteriene pe discuri de nitroceluloză și efectuarea unei hibridări moleculare cu ADNc sau ARNm purificat care este complementar secvenței genei transferate și care în prealabil au fost marcați radioactiv. Mai există o a doua metodă, mult mai laborioasă însă, care implică excizia pasagerului din vehicul cu ajutorul aceleiași restrictaze care a fost utilizată la construirea plasmidei recombinante, urmată de analiza secvenței sale de nucleotide după metoda lui M a x a m și G i l b e r t (v. în A n t o h i și L. G a v r i l ă, 1981).

Cel mai ușor de identificat este transferul prin tehnica ADN recombinant a genei care dirijează sinteza enzimei β-galactozidaza la *E. coli*, de la o tulpină normală lac^+ la o mutantă amber deficientă în metabolizarea lactozei (lac^-). Dacă s-a realizat un asemenea transfer, celula lac^- devine lac^+, putînd sintetiza enzima și în consecință metaboliza lactoza. Acest lucru poate fi stabilit chimic prin urmărirea epuizării lactozei din mediu, dar și, mai simplu, analizînd culoarea coloniilor bacteriene : cele care metabolizează lactoza au culoare roșie. Identificarea produsului sintetizat de către gena transferată prin intermediul ADN recombinant se bazează pe diferite metode cum ar fi metoda analizei radioimunologice (RIA) care folosește anticorpi marcați radioactiv sau fluorescent ca și metoda electroforezei extractelor celulare. Pe această cale s-a stabilit că, unele celule de *E. coli* transformate cu ajutorul unui ADN recombinant format din plasmida pBR322 și gena pentru somatostatină (un hormon de creștere, reprezentînd o polipeptidă alcătuită din 14 aminoacizi) conțin circa 0,3% somatostatină din cantitatea totală de proteine celulare. În acest caz, exprimarea genei somatostatinei a fost facilitată de atașarea la ADN recombinant, înaintea genei somatostatinei, a unui segment reglator reprezentînd o parte a operonului lac de *E. coli* (v. fig. XVI.4). S-a constatat că, gena somatostatinei nu este exprimată atunci cînd segmentul reglator este inserat în direcție inversă. Producția de somatostatină s-a realizat în mod indubitabil, dar cu o eficiență redusă și anume de numai o zecime din nivelul așteptat. Acest lucru este explicat de cercetători ca datorîndu-se instabilității moleculei hibride.

Plasmidele recombinante pot fi diferențiate de plasmidele obișnuite prin aceea că au alte mobilități în gelurile de agarozã, prezentînd desigur o altă greutate moleculară.

Prin folosirea tehnologiei ADN recombinant s-a reușit transferul genelor nif (de la engl. „*nitrogen fixation*") care formează operonul complex al nitrogenazei (circa 15 gene) de la bacterii fixatoare de azot molecular la cele nefixatoare, dar care se înmulțesc mai rapid și sînt mai puțin pretențioase. Eficiența transferului acestor gene se verifică prin testul de reducere a acetilenei cu ajutorul aparatului gaz-cromatograf. Transferul genelor fixatoare de azot a fost realizat și în țara noastră (G. Z a r n e a si colab., 1979). Tot pe calea folosirii tehnologiei ADN recombinant au fost transferate în bacteria *E. coli* genele ce codifică insulina de la mamifere (șobolan, porc, om). Aceste gene eucariote pentru insulină s-au replicat în celula bacteriană și astăzi se știe că bacteriile transformate produc insulină. S-a deschis astfel calea sintezei industriale a insulinei umane

prin tehnici de inginerie genetică, eliminîndu-se eventual inconvenientele de ordin imunologic ale folosirii insulinei animale în tratarea diabetului zaharat la om. De asemenea, prin tehnici de inginerie genetică s-a realizat transferul în celula bacteriană a genelor pentru ovalbumină (proteina din albușul de ou), celula bacteriană sintetizînd circa $5 \cdot 10^4$—10^5 molecule de ovalbumină. Tot astfel, prin tehnologia ADN recombinant, s-a reușit obținerea de bacterii cu capacitate intensă de degradare a mai multor hidrocarburi din petrol, prin cuplarea în aceeași bacterie de gene diferite prelevate de la diferite tulpini bacteriene, fiecare degradînd specific doar cîte o singură hidrocarbură.

Au fost obținute și sisteme de clonare eucariotice prin transformarea celulelor de drojdie. Prin folosirea plasmidei $ColE_1$ sau a derivatului său pMB_9 și a unei molecule circulare de ADN de drojdie de 2 μm circumferință, s-a reușit transformarea unei tulpini de drojdie auxotrofice pentru leucină (leu^-) într-o tulpină prototrofă (leu^+). Plasmida hibridă s-a putut replica atît în celula de drojdie, cît și în cea de *E. coli*.

Folosind ADN de SV 40, B e r g și colaboratorii săi au înserat în acesta ADNc (ADN complimentar sintetizat pe matriță ARNm) pentru globină, și ADN recombinant rezultat a fost transferat în celule renale de maimuță aflate în cultură (M u r r a y, 1980). Pentru exprimarea corectă a genei transferate s-a dovedit a fi esențială păstrarea regiunii cu gene timpurii din genomul de SV 40.

Agentul hepatitei serice umane este virusul hepatitei B care se obține foarte greu, neputînd fi cultivat în culturi de țesuturi. ADN-ul său circular, scindat cu restrictaze a fost clonat în plasmida pBR 322 de *E. coli*. S-au obținut celule bacteriene transformate în care s-a evidențiat prin metoda analizei radioimunologice (anticorpi marcați cu ^{125}I exprimarea genelor pentru antigenul miezului-HBcAg (polipeptid major cu GM = 18 000) ca și a genelor pentru antigenii de suprafață. Astfel, este posibilă studierea mai exactă a proprietăților acestui virus foarte periculos la om. Tot prin tehnici de inginerie genetică s-a reușit purificarea oncogenei virale din virusul sarcomului lui Rous și s-a testat capacitatea sa transformantă. ADN-ul circular (copia genomului ARN al virusului sarcomului lui Rous) din celulele nou infectate a fost clivat cu restrictaze și oncogena virală a fost inserată în ADN de fag lambda. Cu asemenea ADN recombinant lambda a fost infectată o cultură bacteriană în care s-au produs mari cantități de ADN viral. Izolat, acesta a fost clivat cu o restrictază specifică spre a se obține doar fragmente purtătoare ale oncogenei desemnate src. Gena src a fost apoi introdusă într-o plasmidă bacteriană și transferată într-o bacterie unde a fost amplificată. Pe această cale, s-a obținut un număr mare de exemplare ale genei src care au putut fi apoi excizate din plasmide, purificate și introduse în celule animale aflate în cultură. S-a dovedit că, gena src dirijează sinteza proteinei pp-60v-src, o proteină virală cu greutatea moleculară de 60 000 daltoni, care este de fapt o proteinkinază. Această proteină virală are capacitatea de a fosforila tirozina și de a induce transformarea malignă a celulelor (B i s h o p, 1982).

La plante, introducerea de gene de interes se poate realiza folosind drept vector plasmida Ti de la bacteria *Agrobacterium tumefaciens*.

Există numeroase alte experiențe de inginerie genetică în care s-a realizat transferul genelor sau operonilor în celule heterologe, avînd drept urmare sinteza crescută a unui anumit produs, datorită amplificării

genice realizată prin clonare. Exprimarea unor gene s-a realizat numai după o prealabilă inserție a unui promotor activ în molecula hibridă.

S-a vorbit mult despre implicațiile economice, sociale ca și despre riscurile ingineriei genetice. Acum, din perspectiva celor aproape zece ani de la debutul ingineriei genetice, se poate aprecia că, ingineria genetică prezintă o importanță excepțională pentru cercetarea fundamentală deschizînd noi căi de investigare a fenomenului ereditar la nivel molecular, că a dat unele rezultate practice nebănuite pînă în ajunul debutului său și că ne putem aștepta la noi și mari surprize. Recenta comunicare că s-a început producția industrială a insuliniei umane prin tehnologia ADN recombinant (gena insulinei a fost introdusă într-o tulpină bacteriană împreună cu segmentele genetice care dirijează prelucrările post-transcripționale și post traductoare) sintetizîndu-se o insulină care nu se deosebește cu nimic de cea naturală — este deosebit de tonică —, realizarea ei reprezentînd o încununare a unor mari eforturi materiale și umane.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Alikhanian, S I Achievements of Genetic Engineering and their practical applications. Biol. Zbl. 98 : 513—526, 1979.

Antohi, Șt., Gavrilă, L. *Progrese în genetica moleculară*. Editura Științifică și Enciclopedică, București, 1981.

Gavrilă, L., Moisa, I. *Transferul transpecific de gene*. Știință și tehnică nr. 6, 24—25, 1979.

Gavrilă, L., Dăbală, I. *Descifrînd tainele eredității*. Ed. Dacia, Cluj-Napoca, 1981.

Popa, L., Repanovici, R. *Tehnologia DNA recombinat (inginerie genetică)*. Editura Științifică și Enciclopedică, București, 1982.

Zarnea, G., Moisa, I., Popa, L., Vătafu, I. și Gavrilă, L. *Transferul genelor „nif"*. Al II-lea Simpozion Național de Genetică. Piatra-Neamț, 1979.

Zarnea, G., Mencinicopschi, Gh., Brăgarea, Șt. *Bioingineria preparatelor enzimatice microbiene*. Ed. Tehnică, București, 1980.

XVII. CONCEPȚIA SISTEMICĂ ȘI UNELE PROBLEME CRITICE ALE EVOLUȚIONISMULUI

La începutul secolului nostru evoluționismul a trecut printr-o gravă criză în urma contradicției care părea ireductibilă cu genetica clasică în dezvoltare. O dată cu apariția teoriei sintetice a evoluției (neodarwinismul actual) la care a aderat marea majoritate a biologilor, ideile evoluționiste păreau să se clarifice.

Progresele a ceea ce a căpătat mai tîrziu denumirea de biologie moleculară, îmbinate cu metodele matematice de tratare și interpretare a datelor acestui domeniu, ca și a datelor privind cercetarea de teren și experimentală a selecției veneau să confirme teoria sintetică a evoluției.

Dar dezvoltarea cercetărilor chiar din domeniile menționate, confruntarea lor și a teoriei sintetice neodarwiniste cu rezultatele obținute în alte domenii ca : paleontologia, ecologia etc. au ridicat și ridică tot mai multe dificultăți în explicarea unitară a faptelor de pe pozițiile acestei teorii, determinînd o nouă situație critică a gîndirii evoluționiste. Ea este agravată și datorită faptului că, în preocupările biologilor problemele evoluționismului trec pe un plan secundar sub presiunea problemelor practice din ce în ce mai stringente — probleme ridicate de dezvoltarea și agravarea relațiilor om — biosferă, problemelor legate de alimentație, de sănătate etc.

Criza actuală a evoluționismului este atribuită pe de o parte separării între cercetările biologice ce studiază procese de nivel molecular și cele ce studiază organismele și evoluția (G. G. Simpson 1960) și pe de altă parte incapacității teoriei sintetice de a explica macroevoluția — adică mecanismul apariției taxonilor mari (P. Grassé 1978).

Dată fiind importanța teoretică și practică considerabilă a înțelegerii corecte a mecanismelor și legilor evoluției lumii vii, nu este lipsit de interes un examen chiar și sumar al situației actuale în unele probleme mai importante ale evoluționismului.

Orice teorie științifică a evoluției este confruntată cu rezolvarea cel puțin a trei probleme esențiale :

— cauzele evoluției, cuprinzînd atît speciația cît și mai ales apariția de noi planuri de organizare (deci micro și macroevoluția) ;

— mecanismele prin care se produce adaptarea speciilor ;

— diversitatea crescîndă a formelor vieții.

Prima încercare de a soluționa problemele ridicate îi aparține lui Lamarck. În concepția lui variațiile se datoresc influenței directe a mediului care determină caracterul adaptativ al variațiilor individuale. Funcționarea sau nefuncționarea (legate de necesitățile față de condițiile mediului) duc la dezvoltarea sau reducerea organelor. Modificările dobîndite pe aceste căi devin ereditare. În acest fel s-ar explica adaptările.

Evoluția progresivă se datorește, după concepția lamarckistă, tendinței către progres, tendință intrinsecă a tuturor viețuitoarelor și care este de natură extramaterială.

De subliniat este faptul că, L a m a r c k desparte adaptarea de evoluție ca două procese avînd și naturi calitativ diferite.

Lipsa argumentelor faptice convingătoare, atmosfera ideologică neprielnică evoluționismului au determinat nereușita acestei concepții care a fost ignorată și dată uitării împreună cu însăși ideea de evoluție.

Darwinismul a reprezentat prima teorie care a dat explicație științifică unitară pentru cele trei probleme.

În concepția darwinistă, la baza evoluției stau variațiile individuale care afectează toate caracterele determinînd inegalitatea indivizilor. Variațiile sînt în esență nedefinite, mărunte, continui. Natura lor nu e determinată de mediu ci de factori interni și deci în raport cu condițiile de viață ele sînt întîmplătoare, putînd fi utile, neutre sau dăunătoare. D a r w i n admitea și existența variațiilor definite (determinate de mediu) și a variațiilor mari, bruște („sports") dar nu le acorda un rol important în procesul evoluției.

Variațiile individuale nu trebuiesc confundate cu evoluția : ele reprezintă doar materialul pentru acest proces.

Factorul următor al evoluției îl reprezintă *suprapopulația :* se nasc indivizi mai numeroși decît pot supraviețui. Deoarece nivelul numeric al diferitelor specii în natură rămîne relativ constant înseamnă că se produce o uriașă mortalitate : mor înainte de reproducere cei mai mulți din cei născuți.

Mortalitatea ca și supraviețuirea sînt rezultatul direct al *luptei pentru existență* prin care D a r w i n înțelege totalitatea relațiilor organismelor cu mediul lor de viață, fie biologic, fie abiotic. Relațiilor biologice (intra și interspecifice) directe și mai ales indirecte, D a r w i n le acorda cea mai mare însemnătate.

Rezultatul luptei pentru existență este *selecția naturală :* vor supraviețui cei mai apți, posesori ai unor variații utile care întîmplător pot să apară și care duc cu succes la reproducere. În acest fel variațiile ereditare și utile vor persista, se vor acumula, iar speciile treptat se vor transforma, vor evolua, adaptîndu-se tot mai bine dar niciodată perfect. Selecția acționează pe principiul utilității, are caracter creator și dă o explicație unitară atît evoluției progresive cît și adaptării. Evoluția fiind rezultatul acumulării unor variații mărunte în colectivități de organisme în succesiunea generațiilor, în mod necesar se produce gradat (gradualism) lent și nu prin salturi.

Diversitatea crescîndă a formelor vieții este și ea rezultatul selecției care eliminînd formele intermediare, ca fiind mai puțin adaptate, duce la supraviețuirea extremelor. Accentuarea divergenței formelor în evoluție, duce la apariția și a taxonilor de rang superior.

Logica strînsă și riguroasă a darwinismului, argumentarea faptică aproape exhaustivă și convingătoare a determinat recunoașterea generală dacă nu și unanimă a concepției darwiniste.

Schimbări semnificative au început să apară la finele secolului trecut și în primele decenii ale secolului nostru, odată cu dezvoltarea cercetărilor de genetică care păreau a fi în contradicție ireductibilă cu darwinismul.

Cercetări îndelungate efectuate pe *Oenotera lamarckiana* îl duc pe Hugo de Vries la concluzia că, evoluția se produce prin schimbări bruște și mari — *mutații*, care dintr-o dată dau naștere la noi specii — macromutații. Evoluția deci nu se produce lent, gradat, ci prin salturi. În acest proces selecția nu creează nimic, cel mult elimină formele monstruoase. Speciile ce supraviețuiesc nu trebuie neapărat să fie mai bine adaptate. În felul acesta selecția își pierde rolul în bună măsură și apare din nou tendința de despărțire a evoluției, de adaptare.

Redescoperirea legilor lui Mendel și dezvoltarea geneticii clasice în primele 3—4 decenii ale secolului nostru demonstrează că variațiile ereditare nu sînt continui, nici amestecate, ci discrete iar suportul lor material îl reprezintă particule materiale — *genele* — și ele discontinui.

Genele își pot schimba exprimarea prin *mutații* care însă în esență, sînt micromutații, care pot afecta cele mai diferite trăsături și sînt întîmplătoare în privința valorii lor față de relațiile organismului cu mediul. De asemenea, se arată că, recombinările genetice — urmare a procesului sexual — reprezintă principala sursă de variabilitate ereditară, creind o uriașă rezervă de variații.

Studiul răspîndirii mutațiilor în populații, deci a schimbării frecvenței genelor în succesiunea generațiilor sub presiunea selecției duce la dezvoltarea geneticii populațiilor și la aplicarea metodelor matematice, statistice în studiul evoluției.

În felul acesta, treptat s-a deschis calea integrării geneticii cu teoria darwinistă, ceea ce a fost realizat în *teoria sintetică a evoluției* sau a *neodarwinismului actual*.

În această concepție, schema acțiunii factorilor evoluției e mult simplificată, ea reducîndu-se la apariția variațiilor ereditare asupra cărora acționează selecția determinînd reproducerea diferențiată a organismelor favorizate de selecție.

Variațiile ereditare sînt reprezentate prin mutații genice și îndeosebi prin recombinările genetice — urmare a procesului sexual.

Pornind de la dogma fundamentală a geneticii (F. Crick, 1970) după care informația genetică circulă într-un singur sens ADN → ARN → proteine, microvariațiile apar ca aleatorii față de necesitățile organismului și de aceea în majoritatea cazurilor sînt dăunătoare, dar unele pot fi neutre sau chiar se pot dovedi utile.

În cursul evoluției s-au elaborat unele căi de apărare a organismului împotriva efectului dăunător al mutațiilor. Cea mai importantă constă în recesivitatea majorității mutațiilor, fapt care face ca ele să nu se manifeste în fenotip decît în stare homozigotă. Fiind recesive ele scapă acțiunii selecției și se pot acumula în genotipul populațiilor. Această acumulare are un dublu efect. Pe de o parte, crearea în genotip a unei mari rezerve mutaționale a populației, oferind material preexistent care se poate dovedi util în cele mai diferite condiții. În felul acesta o dată cu schimbarea condițiilor, populația nu este nevoită să „aștepte“ apariția întîmplătoare a unei mutații utile noi, ci o asemenea mutație este doar „scoasă“ din rezervă. Dovada în acest sens o reprezintă preexistența mutațiilor de rezistență la antibiotice, în cazul diferitelor pesticide etc.

Pe de altă parte, acumularea mutațiilor dăunătoare creează „povara genetică“ adică încărcarea genotipului cu mutații care trecînd în stare homozigotă periclitează reproducerea și chiar existența indivizilor respectivi.

Selecția (mediul), prin reproducerea diferențiată, decide schimbarea structurii genetice a populației și deci transformarea ei adaptativă.

Posibilitatea aplicării metodelor matematice în studiul schimbării frecvenței genelor în populații (R. A. F i s h e r, 1930) a reprezentat un progres însemnat : pe de o parte a apărut posibilitatea cercetării cantitative a procesului evoluției populațiilor, pe de altă parte, poate chiar și mai important, s-a conturat ideea că populația este obiectul selecției și al evoluției — *„gîndirea populațională"* — care după cum arată E. M a y r (1963) a reprezentat cea mai importantă schimbare în gîndirea biologică, după D a r w i n. Ea a avut importante repercusiuni asupra gîndirii sistematicienilor („Noua sistemică", J. H u x l e y, 1940), a cercetărilor ecologice și în alte domenii ale biologiei.

Pornind de la această bază se dezvoltă „concepția biologică a speciei" care subliniază aspectul populațional al speciei și integrarea ei genetică. Speciile privite drept comunități reproductive, avînd unitate ecologică și genetică sînt definite ca „...grupe de populații naturale ce se încrucișează între ele și care sînt izolate reproductiv de alte asemenea grupe" (E. M a y r 1963). După cum precizează autorul, această concepție se numește biologică nu pentru că are de a face cu taxoni biologici ci pentru că însăși definiția este biologică, folosind criterii (procesul sexual, izolarea reproductivă) care nu pot fi aplicate naturii lipsite de viață.

Evoluția fiind privită ca transformarea structurii genetice a unor colectivități (populații) nu se poate desfășura decît lent, gradat și nu prin salturi. În felul acesta sînt respinse concepțiile „saltaționiste" atît cele vechi (H. d e V r i e s) cît și cele noi — mutații sistemice — (B. G. G o l d s c h m i d t). Se consideră că, acumularea micromutațiilor sub controlul selecției poate explica atît micro cît și macroevoluția (E. M a y r, 1978).

Metodele matematice aplicate în cercetarea evoluției, prin generalizarea lor la un cerc tot mai larg de probleme, printr-un fel de conexiune inversă au dus treptat la schimbarea a însăși noțiunii de selecție, care este concepută ca o lege pur statistică, ca reproducere diferențiată avantajînd cuplurile ce lasă mai mulți descendenți determinînd păstrarea sau transformarea echilibrului statistic în structura genetică a populațiilor.

Acest mod de a concepe selecția ridică o serie de probleme și dificultăți în fața teoriei sintetice a evoluției.

Procesele de nivel individual sînt lăsate pe plan secundar sau chiar neglijate. În acest fel „...rămîne în umbră dezvoltarea individuală a organismelor care duce la realizarea fenotipului" (I. S m a l h a u s e n, 1968). Modificațiilor nu li se acordă vreo însemnătate evolutivă. Ori, tocmai fenotipul reprezintă calea prin care informația genetică se transmite către mediu, către ecosistem, dat fiind că fenotipul este cel ce desfășoară activitatea caracteristică în ambianța condițiilor abiotice și biologice ale ecosistemului respectiv. În același timp indivizii (prin fenotip) recepționează și concentrează informația externă, integrînd-o în structura lor. Selecția acționează prin fenotipuri asupra patrimoniului genetic al populației.

Rolul activ al individului, experiența proprie a fiecărui individ sînt practic neglijate de teoria genetico-statistică a selecției. Dacă această poziție poate fi îndreptățită la grupele inferioare unde rolul fiecărui individ în viața populației este neînsemnat, la speciile evoluate lucrurile se schimbă. Desfășurarea selecției sexuale ca și cercetările etologice (K. L o r e n z, 1969 ; N. T i n b e r g e n 1942 ș.a.) la diferite grupe de animale

scot în evidență rolul important al calităților individuale în existența populației. Aici selecția pierde în bună măsură caracterul ei statistic și capătă însușirile unei legități dinamice.

Abordarea genetico-statistică a selecției duce și la subestimarea relațiilor cu mediul, a specificului acestor relații în dependență de calitățile populației și duce la interpretări reducționiste.

Cuceririle biologiei moleculare a căror importanță nu poate fi subestimată, au dus însă și la accentuarea interpretărilor reducționiste, atît de viu criticate de numeroși biologi, chiar reprezentanți ai teoriei sintetice (Th. Dobzhansky și E. Boesiger, 1968; G. Simpson, 1969 ș.a.). Spre a ilustra această atitudine vom da un singur exemplu semnificativ. J. Monod (1970) arată că, dezvoltarea epigenetică a organismului se face în mai multe etape sau niveluri succesive : formare de proteine, formare de organite celulare prin interacțiunea proteinelor, formare de țesuturi și organe prin interacțiunea celulelor. În fiecare etapă, prin interacțiunea spontană a componentelor etapei precedente sînt relevate potențele latente ale etapei precedente. În esență, concluzia autorului este că „Construcția epigenetică a unei structuri nu este o creație ci o revelație".

În felul acesta toate procesele supraindividuale — populaționale, biocenotice — sînt reduse la procese de nivel molecular, ceea ce evident nu corespunde faptelor. Relațiile intrapopulaționale legate de structura și modul de organizare al populațiilor sînt aproape trecute cu vederea. Ori, faptele arată că, ele nu pot fi reduse la procese moleculare sau chiar celulare. De pildă, deși sexul la animale este determinat prin mecanisme cromozomiale, la multe specii sexul sau modul de reproducere se pot modifica sub influența condițiilor mediului abiotic (temperatură, lumină, hrană, diverși factori chimici) sau biologic (exemplu — densitatea). Asemenea fenomene se cunosc la : crustacei, gefirieni, termite, albine, afide, amfibieni etc. ; același lucru în privința structurii pe sexe (sex ratio) a populației. Mecanismul cromozomial al determinării sexului determină proporții egale între masculi și femele. Dar proporția reală a sexelor în populație, de cele mai multe ori diferită de 1/1, este determinată de factori ecologici, în funcție de ecologia diferită a celor două sexe, de rolul fiecăruia în viața populației, de relațiile cu ecosistemul concret în care trăiește. La fel, structura pe vîrste a fiecărei populații reflectă relațiile ei ecologice și reprezintă o importantă adaptare de nivel populațional. Apare evident că, organizarea unei populații nu poate fi redusă la procese moleculare, celulare și nici chiar individuale. Cercetările făcute pe cele mai diferite grupe demonstrează existența unor variate mecanisme ecologice populaționale, prin care populațiile își reglează automat o serie de parametri structurali și funcționali, în dependență de poziția și rolul populației date în ecosistem.

Existența speciilor agame și semnificația lor evolutivă, ridică alte probleme dificile. Procesul sexual are un rol de prim ordin în evoluție. Teoria sintetică a confirmat, a aprofundat și a dezvoltat ideile lui Darwin în această problemă. Schematic funcțiile principale ale procesului sexual sînt următoarele : asigură heterozigoția accentuată a indivizilor și de aici — plasticitatea genetică a populațiilor ; reprezintă principalul factor integrator al populațiilor și speciilor ; determină recombinările genetice — cea mai importantă sursă a variabilității ; permite desfășurarea fluxului genetic între populații și în felul acesta îm-

piedică diferențierea populațiilor și a speciilor, întreruperea fluxului genetic (izolarea reproductivă) devenind astfel criteriul principal al speciei biologice. Dacă acestea sînt funcțiile procesului sexual, lipsa sau dispariția lui au consecințe la fel de importante : se întrerupe fluxul genetic nu numai între populații dar și între indivizi ; dispar principalele mecanisme integratoare ale populației care devine doar o agregare de clone paralele, deci de fapt încetează de a mai fi o populație ; dispare principala sursă a variabilității și deci a materialului necesar acțiunii selecției ; speciile agame nu mai sînt capabile de evoluție, reprezintă linii moarte, puncte terminus ale evoluției. Pornind de aici, unii biologi susțin că, speciile agame de fapt nu sînt specii și nu au populații (T. Dobzhansky, 1970).

Concluziile privind consecințele agamiei reprezintă o minimalizare sau chiar ignorare a realității.

Pe lîngă funcțiile pozitive foarte importante amintite mai înainte, procesul sexual prezintă și o serie de dezavantaje : o mare risipă de energie și material pentru producerea unui număr foarte mare de gameți dintre care majoritatea pier ; numeroase pierderi și riscuri legate de anomalii ale procesului gametogenezei ; dificultățile întîlnirii celor două sexe ; mortalitatea sporită a adulților, legată de comportamente reproductive ; dependența de alte specii sau factori abiotici pentru desfășurarea procesului sexual (polenizarea, depunerea ouălor la unele animale etc.) fapt care sporește riscurile reproducerii.

Dacă avantajele principale ale procesului sexual ar putea fi asigurate pe altă cale care în același timp să diminueze sau să anuleze dezavantajele principale, evident că asemenea căi ar fi încurajate și dezvoltate prin selecție.

Faptele arată că, există numeroase grupe de plante și animale inferioare (monocelulare) la care procesul sexual nici nu a apărut (agamia primară) după cum la multe grupe de plante și animale evoluate, procesul sexual a existat dar a dispărut (agamia secundară). Dacă facem abstracție de gimnosperme la care apomicția nu se cunoaște, la angiosperme înmulțirea apomictică se cunoaște la 300 genuri din 80 familii diferite. Semnificativ este faptul că, mulți din acești taxoni fac parte din grupe progresive, aflate în plină evoluție ca de pildă graminee (56 genuri), compozite (28 genuri). Plantele agame de cele mai multe ori sînt plante polimorfe, prolifice, bine adaptate și concurează cu succes și chiar elimină adesea formele sexuate (M. Kamshilov, 1976). La animale, specii cu înmulțire partenogenetică obligatorie sînt numeroase și din grupele sistematice cele mai diferite (viermi, crustacei, insecte, chiar unele vertebrate).

Apare clar că, o importantă categorie de specii (agame) nu poate fi încadrată în concepția biologică a speciei și nici în definiția respectivă — și aceasta, evident nu din vina speciilor agame. Cauza credem că o reprezintă faptul că, definiția amintită condiționează existența speciilor de fluxul genetic — urmare a procesului sexual —, ceea ce arată că însăși această definiție nu este lipsită de tendința reducționistă.

Micro sau macromutațiile au rolul esențial în evoluție ? Biologi eminenți (J. Huxley 1942 ; I. Smalhausen 1968 ; B. Rensch 1954 ; G. Simpson, 1944 ; E. Mayr, 1963, 1978 etc.) sînt de părere că, micromutațiile care determină caracterul gradat (fără salturi) al evoluției explică atît microevoluția cît și macroevoluția.

E. Mayr (1978) de pildă spune că, gîndirea populațională face posibilă evoluția gradată și că „naturaliștii au demonstrat că, procesul evoluției gradate este capabil în întregime să explice originea discontinuităților ca apariția de noi specii sau tipuri ca și a caracterelor evolutive noi ca de pildă, aripile păsărilor sau pulmonii vertebratelor".

Cu toate acestea și în această problemă majoră persistă semne de întrebare și îndoială și apar mereu noi obiecții.

Se subliniază (A. Vandel 1968; S. Lövtrup 1977; Jean de Grouchy 1973; P. Grassé 1978) că, micromutațiile cel mult pot explica procesele microevolutive dar nu și apariția de noi tipuri de organizare care reprezintă de fapt căile noi ale evoluției. În acest sens lipsesc pînă în prezent dovezile convingătoare în teoria sintetică a evoluției. Dificultatea a fost resimțită mai de mult, iar răspunsurile date în fapt s-au bazat ca și în prezent de altfel, mai ales pe calcule matematice, atît de viu criticate de unii biologi (R. Lewontin, 1974).

Apariția de taxoni superiori s-a încercat să se explice prin driftul genetic al populațiilor mici (G. Simpson, 1944). Deși calculele susțin această idee, faptele nu o confirmă : nu se cunoaște nici un caz în care populațiile mici — de pildă în florele și faunele insulare, să fi deschis noi căi evolutive. Din contra, toate datele arată că în asemenea ecosisteme simplificate evoluția populațiilor este mai lentă și rămîne în urma evoluției din ecosistemele mari și complexe de pe continente.

Criticile aduse teoriei neodarwinismului actual se fac din două direcții opuse : unele tind să diminueze rolul micromutațiilor în evoluția adaptativă, altele tind chiar să nege posibilitatea de a explica tipogeneza prin micromutații.

Pentru prima din aceste direcții este semnificativă apariția așa-numitei teorii neutraliste sau a evoluției non-darwiniene (M. Kimura și T. Ohta, 1971). Această teorie susține mai ales pe baza calculelor, că mutațiile izolate, chiar utile (foarte rare) se fixează foarte încet în populații astfel încît nu ar ajunge timpul material pentru evoluție. În același timp, polimorfismul genetic foarte accentuat al proteinelor (enzimelor) demonstrat pe cale electroforetică (Fr. Ayala, 1976, 1977) nu poate fi explicat decît admițînd lipsa valorii selective altfel ar deveni extrem de dăunător. Deci evoluția este un proces stohastic, bazat pe acumulare, în derivă, a unor mutații întîmplătoare și în cele mai multe cazuri neutre.

O altă concluzie care se desprinde este aceea că evoluția nu are neapărat un caracter adaptativ, iar selecției, în orice caz, îi revine un rol cu totul secundar. Apare din nou deci, tendința de despărțire a celor două aspecte — adaptarea și evoluția. De altfel și alți biologi ajung la aceeași concluzie. De pildă R. Lewontin (1978) afirmă categoric că : „Adaptările nu reprezintă condiția necesară a existenței speciilor".

Teoria neutralistă sau a evoluției non-darwiniene nu este confirmată prin analiza polimorfismului izozimelor în populații naturale și experimentale, analiză care arată că acest polimorfism are valoare selectivă.

Dar după cum arată numeroase cercetări (Powell R. Jeffrey, 1977) pe calea electroforetică nu sînt detectabile decît circa 29% din schimbările secvenței aminoacizilor, determinate de 0,5% din ADN disponibil, ceea ce reprezintă doar 0,1% din totalul substituirilor posibile de nucleotide (celelalte schimbări ale bazelor fie nu schimbă secvența aminoacizilor (32%), fie schimbă secvența dar nu schimbă sarcina electrică a

moleculei de proteină (46%). Deci, admițînd că mutațiile detectabile electroforetic sînt supuse acțiunii selecției, ele reprezintă doar 0,1% din variații posibile.

Chiar dacă imaginea creată nu este întru totul exactă, faptul că variațiile ereditare cu valoare selectivă reprezintă doar un mic procent din totalul variațiilor posibile, face și mai acută dificultatea de a explica evoluția mare (tipogeneza) pe baza micromutațiilor în condițiile de timp limitat.

Nu este de mirare că în această situație se fac tot mai multe încercări de a explica evoluția prin macromutații — rezultat al remanierilor cromozomiale. Se susține (de J. Grouchy, 1973; S. Lövtrup 1977) că deși destul de rare și cel mai adesea dăunătoare, totuși dacă unele din ele devin viabile pot să dea naștere dintr-o dată la un nou taxon de ordin superior, la o nouă linie evolutivă.

Nu lipsesc nici soluții de nuanțe neolamarckiste (P. Grassé, P. Wintrebert). De pe aceste poziții nici micromutațiile, nici macromutațiile, avînd caracterul întîmplător, necoordonate în apariția lor, nu pot explica dezvoltarea de pildă a unor organe complexe cum ar fi ochiul. Pornind și de la faptul bine stabilit că ritmul evoluției, foarte diferit la diferite grupe de viețuitoare, nu depinde de frecvența mutațiilor, neolamarckiștii susțin că noi caractere ereditare (deci noi gene) s-ar forma sub influența condițiilor de mediu și deci nu ar avea caracter pur întîmplător (P. Grassé, 1978).

O asemenea influență contravine dogmei fundamentale a geneticii și ar fi privită ca o adevărată erezie. Deși cercetările recente (N. M. Temin, 1974) au deschis calea acceptării unei asemenea influențe, demonstrînd posibilitatea transferului informației ARN → ADN, totuși, pînă în prezent încă nu se cunoaște un mecanism concret care să permită explicarea modului în care stimuli externi ar putea induce formarea unor noi gene adecvate.

În sfîrșit, mai amintim o categorie de fapte a căror explicare acceptabilă nu este dată nici de teoria sintetică, nici de neolamarckism. Este vorba de așa-numitele hipertelii, adică organe, comportamente, care prin dezvoltarea lor „exagerată" depășesc utilul, depășesc necesitățile adaptative și sînt considerate chiar dăunătoare : coarne excesiv de dezvoltate ale unor cervidee fosile sau actuale, coada masculilor de păun, penele foarte lungi ale unor păsări, mandibulele unor coleoptere, picioarele „prea lungi" ale unor diptere, coarne exagerate de pe pronotul unor coleoptere, unele fenomene de canibalism etc. (P. Grassé, 1973).

Considerînd că asemenea caractere depășesc necesitățile adaptative, nici selecția, nici adaptarea directă ca răspuns la stimulii mediului, nu pot explica dezvoltarea lor. Unii biologi neodarwiniști le explică prin creșterea alometrică. Este însă evident că această explicație nu rezistă criticii pentru că, presupune că un proces atît de complex și important cum este creșterea organismului și proporțiile dintre părțile corpului lui nu este controlat de selecție (N. Botnariuc, 1963).

În fața acestor dificultăți nu este de mirare că se fac încercări de actualizare a unor soluții finaliste printre care ortogeneza și mai ales nomogeneza (L. Berg, 1922, A. A. Liubișcev, 1973) care atribuie desfășurarea proceselor evolutive unor factori interni finalizatori.

O poziție aparte ocupă concepția organicistă a lui A. Vandel (1968). Pornind de la ideea că o genă integrată într-un ansamblu, într-un orga-

nism și că expresia ei este în funcție de acest ansamblu, apariția unei mutații denotă o dezechilibrare a sistemului (organismului), care prin mecanismele sale de autoreglare, ajunge la o nouă stare de echilibru. Această stare realizată în cursul dezvoltării individuale poate duce la importante restructurări și transformări epigenetice, care tocmai ele reprezintă noul. Pe această cale s-ar putea explica macroevoluția (tipogeneza).

Componentele materiei vii în această concepție, sînt integrate într-o ierarhie de paliere (niveluri) — molecular, celular, pluricelular, social. La fiecare palier se regăsesc elementele componente ale palierului precedent dar specializate și integrate, relevînd noi însușiri. Fiecare palier pare a da la iveală o informație nemanifestată la palierul precedent, dar prezentă în stare potențială. Restructurările epigenetice ce se desfășoară în etape corespunzînd succesiunii ierarhice a palierelor de integrare, dau la iveală deci, trăsături calitativ noi care depășesc mult ceea ce pot aduce cîteva mutații noi dar izolate.

Încă din 1968 I. Smalgausen, unul din reprezentanții importanți ai neodarwinismului actual, arătînd unele neajunsuri ale teoriei genetice a selecției naturale (neglijarea dezvoltării individuale, a rolului individului, a rolului luptei pentru existență, modul cum este concepută selecția naturală) arată necesitatea unui nou mod de abordare a problemelor evoluției și vede această abordare de pe pozițiile ciberneticii. Este regretabil că acest punct de vedere nu a fost dezvoltat și aprofundat de alți biologi evoluționiști.

Credem că dezvoltarea și adîncirea acestei poziții trebuie să constea în includerea ideilor ciberneticii și a elementelor teoriei informației în concepția sistemică de pe pozițiile căreia abordarea problemelor evoluției este cea mai fructuoasă (N. Botnariuc, 1967, 1976).

Ideea centrală a acestei concepții este organizarea materiei vii în sisteme ierarhizate. Fiecare sistem biologic este alcătuit din subsisteme (elemente componente ale lui) și la rîndul său este un subsistem (element component), al unui sistem superior. Nivelurile de organizare ale materiei vii — ansambluri de sisteme echivalente cu caracter de universalitate (N. Botnariuc, 1967), reprezintă o ierarhie organizatorică în care sistemele fiecărui nivel, pe lîngă trăsături comune tuturor sistemelor biologice (caracterul informațional, caracterul istoric, integralitatea, caracterul autoreglabil etc.) (N. Botnariuc, 1976), au contradicții specifice și legi proprii.

K. M. Zavadski (1961) a fost primul care a arătat existența a cel puțin patru niveluri de organizare ale vieții : nivelul individual avînd ca unități reprezentative sistemele individuale ; nivelul populațional sau al speciei avînd drept unități reprezentative sistemele populaționale sau ale speciilor ; nivelul biocenotic — reprezentat prin biocenoze ; nivelul biosferei reprezentat prin biosferă ca sistem planetar.

Stabilirea corectă a nivelurilor de organizare ale materiei vii este de mare importanță teoretică și practică, deoarece ele reprezintă forme calitativ diferite ale mișcării biologice. Trăsăturile și legile proprii fiecărui nivel sînt trăsături și legi caracteristice ale fiecărei forme a mișcării biologice.

Sistemele de nivel individual se caracterizează prin procesele metabolismului care asigură echilibrul dinamic al acestor sisteme, schimbul

de informații cu mediul, integralitatea, autoreglarea, autoreproducerea ca și toate celelalte procese de nivel individual — variabilitatea, excitabilitatea etc.

Caracteristica sistemelor de nivel populațional o reprezintă relațiile intraspecifice contradictorii și totodată unitare care determină o anumită organizare a populației (structura și funcțiile ei caracteristice.) Deoarece adaptarea organismelor se produce în succesiunea de generații în cadrul populației, populația este cea care evoluează, ea reprezintă obiectul evoluției în sens strict, iar selecția, ca principala lege a evoluției apare ca lege caracteristică a sistemelor de nivel populațional.

Trăsătura caracteristică principală a sistemelor de nivel biocenotic o reprezintă relațiile interspecifice care determină organizarea biocenozei, fluxul de materie, energie și informație în și prin ecosistem.

De o deosebită importanță este înțelegerea corectă a relațiilor dintre sistemele biologice aparținînd nivelurilor diferite de organizare. Sistemele biologice de niveluri diferite sînt realități biologice distincte, deși inseparabile : indivizii nu trăiesc în afara populațiilor, acestea nu pot exista în afara biocenozelor, după cum biocenozele nu pot exista fără populații, iar acestea fără indivizi. Între aceste sisteme ierarhizate și relațiile sînt ierarhice : procesele dintr-un sistem de un nivel dat, reflectînd specificul acelui sistem, cu mecanisme proprii de control, sînt subordonate față de legile sistemului superior (integrator) și coordonate de mecanismele de control ale acestuia în așa fel încît sistemul subordonat să-și poată îndeplini funcțiile sale față de sistemul superior.

De pildă, procesele de nivel individual (în esență cele metabolice) se desfășoară conform specificului organismului dat (în funcție de natura lui, de gradul de evoluție etc.) dar orientarea lor generală se află sub controlul legilor populației (selecția naturală în primul rînd) în așa fel încît, în ultimă instanță, să ducă la reproducere, deci la îndeplinirea funcției indivizilor în sistemul populației. La rîndul lor procesele populaționale și acțiunea legilor populației — de pildă a selecției, sînt controlate și subordonate legilor biocenozei.

Prin prisma acestei situații apare evident că trăsăturile, însușirile unui sistem dat nu pot fi explicate doar în termenii aceluiași nivel sau al subsistemelor sale componente. Deplina lor semnificație va fi relevată doar de pe pozițiile nivelului superior.

Pentru a explica mișcările unei planete nu este suficient să-i cunoaștem trăsăturile ei proprii, să analizăm componentele ei, oricît de amănunțit am face-o, ci trebuie să cunoaștem legile sistemului solar în care este integrată. La fel trăsăturile unui individ reflectă nu numai calitățile părților lui componente, ci și legile grupului, sistemului populațional căruia îi aparține și numai în termenii acestor legi își relevă deplina lor semnificație.

Apare evident că o asemenea abordare a studiului sistemelor biologice de orice nivel, elimină de la început pericolul reducționismului.

Trebuie spus că elemente de gîndire sistemică au pătruns în diferite concepții evoluționiste ca urmare a unor fapte și cercetări empirice corecte. Dar aceste elemente spontane, au rămas fragmentare și de aceea limitate și fără consecvență în aplicare.

Astfel, ceea ce a căpătat denumirea de gîndire populațională, considerată ca fiind cea mai importantă schimbare în gîndirea biologică din epoca postdarwiniană, reprezintă, după părerea noastră un element al gîndirii

sistemice. Aceasta rezultă din faptul că momentul esențial al gîndirii populaționale este ideea că, obiectul evoluției și al selecției este populația sau specia și deci selecția apare ca lege a populațiilor sau speciilor. Înseamnă că toate procesele intrapopulaționale (intraspecifice) trebuie apreciate prin prisma semnificației (utilității) lor pentru populație. Inconsecvența în aplicarea gîndirii populaționale se vede din însăși definiția speciei citată mai înainte, din care rezultă că specia este condiționată de procesul sexual iar speciația — de izolare reproductivă. Ori, rostul selecției, principala forță motrice a evoluției, nu este nici o anumită formă de reproducere, nici izolarea reproductivă și nici speciația, ci adaptarea populației la condițiile concrete ale ecosistemului în care trăiește (deci la relațiile cu alte populații ale biocenozei). Se va dezvolta forma de reproducere cea mai utilă pentru supraviețuirea populației. Dacă izolarea reproductivă va fi utilă ea se va produce ca de altfel și speciația. Dar adaptarea nu implică în mod necesar nici una nici alta. Mai mult, dacă de fiecare dată în speciație s-ar produce izolarea reproductivă, aceasta ar închide o cale importantă a evoluției și a speciației — transformarea speciilor prin hibridizare.

Elemente ale gîndirii sistemice sînt cuprinse și în originala concepție organicistă a lui Vendel. Vom sublinia două momente mai importante.

În primul rînd ideea restructurărilor epigenetice ca urmare a unor schimbări în materialul genetic, idee care pornește de la recunoașterea integralității și a caracterului autoreglabil al sistemelor individuale și care depășește valoarea explicativă a unor simple mutații izolate.

În al doilea rînd este ideea palierelor de integrare ierarhică — idee care se apropie de cea a nivelurilor de organizare dar nu corespunde cu ea deoarece palierele sînt stabilite arbitrar și nici unul din ele nu reprezintă un nivel de organizare al materiei vii.

Neconsecvența elementelor de gîndire sistemică din această teorie rezultă din faptul că toate influențele se exercită de „jos“ în „sus“ adică de la palierul molecular către cel social, la fiecare palier producîndu-se o „revelație“ de potențe ale palierului inferior. În felul acesta toate procesele de la orice palier în ultimă instanță se reduc la palierul molecular. Este evident că această inconsecvență duce la interpretarea reducționistă.

Deși abordarea tuturor aspectelor evoluției prin prisma concepției și metodei sistemice este o problemă de perspectivă, de pe acum o asemenea abordare permite depășirea cel puțin a unora din dificultățile prezentate în această lucrare.

Mai întîi ne vom opri asupra speciilor agame. Am arătat mai înainte extinderea la plante și animale a agamiei, avantajele și dezavantajele ei față de reproducerea sexuată.

Dificultățile ridicate de populațiile agame sînt legate de dispariția sursei principale de variabilitate ereditară — recombinarea genetică, de lipsa unui factor integrator al populației, prin dispariția procesului sexual și în fine ca o consecință — imposibilitatea desfășurării fluxului genetic între populații.

De pe pozițiile concepției sistemice variabilitatea trebuie examinată nu doar ca un fenomen individual (cum se face de obicei) ci ca o trăsătură esențială a populației, ca o manifestare a integralității acesteia. Din acest punct de vedere, deși variabilitatea individuală la formele agame este redusă doar la două surse (mutațională și fenotipică), multitudinea de clone care alcătuiesc populația determină o amplitudine adesea foarte

mare a variațiilor în populație ca întreg, depășind adesea pe aceea a speciilor bisexuate apropiate și deci oferind selecției un vast cîmp de acțiune. „Selecția, avînd ca obiect nu indivizi izolați, ci populații integrale, va acționa în sensul menținerii celei mai avantajoase componențe clonale a populației, componență care să asigure în cele mai bune condiții utilizarea resurselor mediului și care să facă față în modul cel mai avantajos relațiilor din cadrul ecosistemului din care fac parte“ (N. Botnariuc, 1967).

Dacă la populațiile bisexuate integrarea se face mai ales pe cale genetică, la cele agame factorii ecologici sînt cei care duc la integralitatea populațiilor.

Aplicarea consecventă a concepției sistemice a selecției permite și rezolvarea circulației informației genetice la populațiile agame. Problema pare insolubilă, dacă privim schimbul de informații doar ca proces individual, realizat prin încrucișarea indivizilor. Dar ca și în cazul variabilității, corect este să examinăm fluxul de informație ca fenomen populațional. Privită problema în acest fel, dispare necesitatea absolută a procesului sexual pentru asigurarea schimbului de informații între populații. Acest schimb poate fi asigurat prin schimbul de indivizi cu reproducere agamă, indivizi care pătrunzînd într-o nouă populație îi vor schimba componența clonală. Dacă noul component (noua linie clonală) se va dovedi avantajos pentru populație, el se va înscrie în structura, în integralitatea ei, creind o combinație clonală mai avantajoasă. Deci se produce o recombinare genetică populațională.

Problema hiperteliilor despre care am amintit mai înainte trebuie tratată de pe aceeași poziție a rolului lor pentru populație.

Mai întîi trebuie făcută o remarcă. În această categorie de caractere sînt plasate, fără discernămînt tot felul de trăsături morfologice, comportamentale sau de altă natură, considerate ca exagerate. O bună parte dintre aceste trăsături sînt privite ca hipertelice numai datorită poziției subiective antropocentrice și a ignoranței cercetătorilor în privința rolului caracterelor respective. Un exemplu : adulții unor genuri de tipulide (diptere, țînțăroi) au picioare neobișnuit de lungi în comparație cu alte tipulide sau alte diptere. Aceste picioare sînt considerate hipertelice, exagerat de dezvoltate. Un cercetător le-a scurtat tăindu-le și a constatat că insectele se mișcă „normal“, deci picioarele sînt inutil de lungi. Să presupunem că un observator este apod și are ca mod de mișcare tîrîrea. Tăind picioarele unei șopîrle de pildă, ar constata că în sfîrșit șopîrla devine „normală“ pentru că încearcă să se miște tîrîndu-se, deci picioarele ei reprezintă niște apendici inutili dacă nu chiar dăunători. În cazul tipulidelor cu picioare lungi — nu se ține seama de faptul că aceste insecte nu umblă, iar cînd nu zboară atîrnă agățate de plante cu ajutorul acestor picioare și că în general nu cunoaștem aproape nimic despre comportamentul lor. Un mare număr (poate chiar majoritatea) de hipertelii reprezintă caractere sexuale secundare, dezvoltîndu-se doar la masculi. Ne vom opri puțin asupra lor pentru că ne par cele mai semnificative.

Încă Darwin a atras atenția că diferite caractere sexuale secundare sporesc pericolele la care sînt expuși purtătorii lor. Dezvoltarea unor asemenea organe implică o mare cheltuială de substanțe și de energie. Cunoscînd cu cîtă economie se desfășoară în general toate procesele fiziologice din organism, ar fi uimitor dacă am vedea în aceste organe „hipertelice“, doar latura lor dăunătoare și să nu încercăm a vedea dacă ea nu este compensată și depășită prin utilitatea lor.

Mai întîi trebuie făcută o observație de principiu. S-a arătat mai înainte că selecția naturală acționează direct numai asupra fenotipurilor și prin fenotipuri asupra genotipurilor. Dar selecția nu lucrează asupra caracterelor fenotipice izolate ci asupra ansamblului lor ca sistem, asupra rezultantei tuturor trăsăturilor fenotipice. Această rezultantă trebuie să îndeplinească două condiții esențiale : a) să fie compatibilă cu existența individului. Aceasta implică faptul că pot persista și unele caractere fenotipice indiferente sau chiar într-o măsură mai mare sau mai mică dăunătoare, dacă sînt compensate de alte caractere fenotipice utile ; b) să fie utilă populației ca sistem, ceea ce înseamnă că pot persista caractere fenotipice (respectiv și structurile genotipice corespunzătoare) dăunătoare într-o măsură (potențial sau real) individului purtător, dar utile populației ca întreg.

Caracterul dăunător al trăsăturilor hipertelice de orice natură ca și altor caractere sexuale secundare (cîntece, mirosuri, culori, comportamente etc.) apare numai dacă le privim de pe pozițiile individului, prin prisma „intereselor" individuale. Dacă însă le privim prin prisma valorii lor pentru viața speciei, ne dăm seama de rolul lor pozitiv, de faptul că ele reprezintă realizarea unui program superior, celui al speciei căreia îi aparțin indivizii respectivi.

Prin urmare, dezvoltarea unor asemenea caractere „hipertelice" se explică prin utilitatea lor pentru specie ca întreg, deși implică sporirea riscurilor și pierderilor individuale. Selecția, în acest caz sexuală, acționînd la nivelul sistemului speciei, a dus la dezvoltarea caracterelor utile în primul rînd menținerii acestui sistem, venind adesea în contradicție cu „interesele" individuale.

A neglija această relație înseamnă a identifica legile a două sisteme — individual și al speciei, aparținînd la nivele diferite de organizare, înseamnă de fapt a aluneca în reducționism.

Se pune desigur problema pînă unde poate fi împinsă această contradicție dintre individ și specie ? S-ar părea că selecția și deci dezvoltarea caracterelor sexuale secundare nu are limite. În realitate dezvoltarea lor implicînd creșterea pericolelor și a mortalității, va fi limitată, prin relațiile cu alte specii, la momentul cînd se atinge starea optimă de realizare a reproducerii cu minimum de pierderi, spre a nu ajunge la periclitarea „intereselor" speciei. Aceste contradicții sînt rezolvate pe diferite căi, caracteristice diferitelor specii (N. Botnariuc, 1967 și 1976).

Fără a pretinde că în momentul de față se pot rezolva, de pe pozițiile concepției sistemice toate dificultățile majore care stau în fața evoluționismului modern și fără a putea intra aici în analiza altor probleme, considerăm că cele două aspecte analizate (problema speciilor agame și cea a hiperteliilor) arată că abordarea sistemică oferă o perspectivă fructuoasă pentru dezvoltarea înțelegerii corecte a mecanismelor evoluției.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Botnariuc, N. Concepția și metoda sistemică în biologia generală. Edit. Academiei R.S.R., București, 1976.

Botnariuc, N. La question des prétendues hypertèlies. Trav. Mus. „Gr. Antipa", 4, 1963.

Darwin, Ch. *Originea speciilor.* Edit. Academiei R.P.R. București, 1957.
Darwin, Ch. *Descendența omului și selecția sexuală.* Ed. Academiei R.S.R., București, 1967.
Grassé, P. *Biologie molèculaire, mutagenèse et évolution.* Masson Paris, 1978
Hailov, K. M. Populiaționnaia reguliația fotosinteza i organotrofii u morskih macrofitov. D.A.N., URSS, Tom 221 nr. 5, 1204—1206.
Huxley, J. S. *The new systematics.* Claredon Press. Oxford, VIII, 1940.
Huxley, J. *Evolution, the modern synthesis.* Allen a. Unwin. London, 1942.
Kamshilov, M. M. *Evolution of the Biosphere. Mir Publishers Moscow,* 1976.
Kimura, M., et Ohta, T. *Theoretical aspects of population genetic.* Princeton Univ. Press., Princeton, New Jersey, 1971.
Lewontin, R. C. *Adaptation.* Sc. Amer. Vol. 239, Nr. 3, 157—169, 1978.
Mayr, E. *Animal species and evolution.* The Belknop Press, Harvard University Press, Cambridge Mass, 1963.
Mayr, E. Principles of Systematic Zoology. McGrow-Hill Book Company. New York, 1969.
Mayr, E. Evolution. Sc. Amer. Vol. 239, Nr. 3, 39—47, 1978.
Monod, J. *Le hasard et la nécessité.* Editions du Senil Paris, 1970.
Rensch, B. *Neuere Probleme der Abstammungslehre.* F. Enke Stuttgart, 1954.
Simpson, G. C. Tempo and mode in evolution. Columbia. Univ. Press. New York, 1944.
Vandel, A. La Genèse du vivant. Masson édit. Paris. Collection „Les Grands problemes de la biologie", monographie, Nr. 6, 1968.
Zavadski, K. M. Teoria vida. Izd. Leningrad. Universit. Leningrad, 1961.
Wintrebert, P. Le vivant créateur de son évolution. Masson, édit. Paris, 1962.

XVIII. FACTORII EVOLUȚIEI BIOLOGICE

„Noțiunea de evoluție... este una din cele mai sigure și fundamentale dobîndiri ale științei...".

E. Racoviță

1. NOȚIUNI INTRODUCTIVE

Evoluția biologică include în ea totalitatea proceselor care au dus la formarea celor aproximativ două milioane de specii existente actual pe glob și a imensului număr de specii stinse (probabil de ordinul miliardelor) în cursul erelor geologice. Viața, din momentul apariției pe pămînt, s-a complicat și s-a diversificat continuu. Evoluția biologică este legată de un sistem informațional propriu numai organismelor vii, care asigură în același timp identitatea lor în cursul generațiilor precum și modificarea lor.

În biologie, conceptul de evoluție are ca trăsături esențiale *progresul și dezvoltarea.* Ea nu este o succesiune simplă de modificări, ci o succesiune de stări diferite, fiecare stare ulterioară neputînd fi identificată exact într-un stadiu anterior. Evoluția biologică este istoria unui sistem care suferă modificări *ireversibile* și nu este consecința simplă a tendințelor fizice spre complicare a sistemelor, ci se exprimă în însușirile antientropice ale vieții. Este important să reținem că, în ciuda caracterului ei progresiv, finalizat, evoluția biologică nu este un proces dinainte programat. Transformarea speciilor în cursul evoluției se desfășoară dependent de interacțiunile dintre sistemele autoorganizatoare — sistemele vii — și mediu, interacțiuni care sînt controlate și orientate de selecție. În cursul evoluției progresive selecția reduce din gradul întîmplător al procesului. Fiecare grad de adaptare cîștigat devine o premisă pentru evoluția ulterioară. Astfel, fenomenele vieții capătă adevăratul lor sens numai în lumina evoluției.

Diversitatea formelor vii și adaptarea lor la mediu au fost considerate de mulți biologi, pînă în secolul XVIII, ca fiind produsul creației inițiale a unei forțe superioare, de natură divină, care le-a înzestrat cu toate caracteristicile necesare supraviețuirii lor în diferite medii de viață. Organismele vii erau astfel considerate ca entități fixe, care au rămas neschimbate în cursul timpului. Aceste concepții sînt cunoscute sub denumirea de *teorii creaționist-fixiste.* Paralel cu aceste concepții s-au formulat explicații opuse, care considerau că organismele vii s-au format din materia nevie și că în decursul timpului ele s-au transformat, generînd forme din ce în ce mai evoluate. Aceste concepții formează esența *teoriilor transformiste, evoluționiste.*

2. TEORIILE EVOLUȚIONISTE CLASICE

Prima teorie transformistă elaborată de J. B. Lamarck, *lamarckismul*, neagă fixitatea speciilor și susține formarea speciilor noi prin transformarea continuă a speciilor vechi. Astfel, speciile nu sînt contemporane, ele descind unele din altele și au stabilitate relativă și temporară. Evoluția, după Lamarck, este consecința variabilității organismelor sub influența condițiilor de mediu schimbătoare, a dezvoltării organelor ca efect al utilizării repetate și regresării lor prin neîntrebuințare, și a eredității caracterelor dobîndite. Evoluția și adaptarea sînt consecința unei tendințe interne spre progres, care se realizează prin acțiunea factorilor înainte amintiți.

Teoria lamarckistă pare logică și simplă, dar apreciată în lumina cunoștințelor actuale, ea prezintă puține adevăruri semnificative. Nimeni nu a reușit să aducă dovezi concludente pentru ereditatea caracterelor dobîndite. Adaptarea și evoluția, după concepțiile actuale, nu sînt consecința directă a acțiunii mediului.

Prima teorie consecvent științifică despre evoluția lumii vii a fost elaborată de Ch. Darwin și este cunoscută sub denumirea de *darwinism*. Ea explică originea noilor specii în natură și adaptarea organismelor la mediu. După Ch. Darwin, speciile nu au fost create în mod independent, ci descind unele din altele. Evoluția și adaptarea biologică sînt consecința *variabilității, eredității și suprapopulației,* ultima ducînd la *lupta pentru existență și selecția naturală*.

Variațiile organismelor vii rezultă din acțiunea condițiilor de mediu schimbătoare, întrebuințarea sau neîntrebuințarea organelor și încrucișare. Variațiile pot fi *definite,* constituind răspunsuri adecvate la modificările mediului, sau *nedefinite,* adică întîmplătoare față de mediu și dependente de natura fiecărui individ. Acestea din urmă pot fi utile, indiferente sau chiar dăunătoare. Fiind forma cea mai frecventă de variabilitate a organismelor, ele au rolul cel mai important în evoluție.

Pentru evoluție, numai variațiile ereditare au importanță. În cursul generațiilor, variațiile utile se acumulează și se dezvoltă încît caracterele dobîndite pot deveni ereditare.

Suprapopulația este efectul tendinței de înmulțire nelimitată a organismelor, ceea ce ar duce la o progresie geometrică a numărului de plante și animale în natură. Reglarea numărului de indivizi se realizează prin lupta pentru existență *intraspecifică, interspecifică* sau *cu condițiile abiotice* ale mediului. În această luptă, indivizii cu variații utile vor supraviețui, aceste variații se vor dezvolta de la o generație la alta și se vor transmite la descendenți. Consecința luptei pentru existență este selecția naturală care acumulează și dezvoltă variațiile utile, ducînd la apariția de specii noi și la eliminarea formelor neadaptate. Evoluția și adaptarea se realizează, deci, sub acțiunea selecției naturale. Diversificarea și perfecționarea formelor vii în decursul timpului, precum și stingerea a numeroase specii sînt, toate, consecința acțiunii selecției.

Explicația evoluției are un conținut modificat în concepția *neodarwinistă*. Fondatorul neodarwinismului a fost A. Weismann, care a elaborat o teorie proprie asupra eredității și evoluției, reluînd ideea dualității plasmei a lui K. W. Nägeli și esența darwinismului, — selecția naturală. Neodarwinismul diferă de lamarckism și darwinism prin negarea acțiunii directe a mediului extern asupra eredității organismului și prin negarea

ereditățiii caracterelor dobîndite. La baza transmiterii caracterelor ereditare este pusă *plasma germinativă,* care are ca unități fundamentale *biofori,* grupați în unități mai mari — *determinanții,* care controlează toate caracterele celulei și se divid în bloc. Aceștia sînt grupați în unități mai mari — *ide* și *idante,* ultimele corespunzînd cromozomilor.

Variațiile *ereditare* rezultă prin fecundații heterogene, interacțiunea inegală a determinanților omologi sau refacerea inegală a cromozomilor după interfaza celulară. Selecția este singura forță care păstrează variațiile întîmplător favorabile. Ea acționează la nivel individual sau la nivelul determinanților *(selecție germinală).* Variațiile *somatice* produse de mediu nu afectează germenul, nu sînt ereditare și nu au semnificație evolutivă. Speciile noi apar ca efect al acțiunii selecției asupra variațiilor ereditare.

Dualitatea plasmei și selecția germinală s-au dovedit nefondate științific, dar prin concepția sa asupra ereditățiii, biologia a făcut un serios pas înainte. Meritul principal al lui Weismann este acela de a fi precizat, într-un sens mai riguros selecționist, doctrina darwinistă eliberată de teza ereditățiii caracterelor dobîndite.

Preocupările legate de studiul speciei au condus la noțiunea de *mutație.* H. de Vries, cercetînd variabilitatea spontană la plante, a evidențiat variații ereditare bruște — mutații, pe care le-a pus la baza diversificării speciilor. El fundamentează astfel teoria *mutaționistă,* după care, speciile noi elementare apar brusc, fără intermediar și manifestă imediat o constanță absolută. În procesul de speciație, selecția naturală intervine ca o sită, acțiunea de sită fiind exercitată de climă, dușmani etc.

Teoria mutaționistă a lui H. de Vries nu este acceptată în prezent, mutația fiind doar o variație ereditară cu manifestare bruscă, pe cînd speciația este un proces ce se realizează în timp. Finalitatea transformărilor evolutive, fără rolul creator al selecției, rămîne fără o explicație cauzală.

Neolamarckismul este un curent opus neodarwinismului, care explică evoluția și adaptarea pe baza acțiunii directe a mediului și a ereditățiii caracterelor dobîndite. Selecția naturală și izolarea geografică sînt factori secundari ai evoluției, factorii primari fiind factorii mediului extern. Tezele de bază ale neolamarckismului s-au dovedit neîntemeiate și ele nu au fost confirmate de nici o observație experimentală riguroasă.

3. TEORIA SINTETICĂ A EVOLUȚIEI

Teoria sintetică a evoluției este cea mai modernă teorie despre evoluția biologică și ea a fost fondată începînd din anii treizeci ai secolului nostru, prin contribuția a o serie de savanți renumiți. Ea este rezultatul a numeroase observații și generalizări din domeniul geneticii populațiilor, geneticii moleculare, geneticii ecologice, biogeografiei etc., care au permis o explicare modernă a evoluției plecînd de la teoria selecției naturale a lui Darwin.

În teoria clasică darwinistă obiectul selecției îl constituia variabilitatea individuală și efectul ei era, în primul rînd, supraviețuirea indivizilor purtători de variații utile. Potrivit noii teorii, unitatea de bază a evoluției este populația. Aceasta reprezintă obiectul principal asupra căruia acționează selecția și, în general, toți factorii evoluției. În concepția

actuală nu este importantă în primul rînd supraviețuirea indivizilor purtători de variații utile, ci participarea diverselor genotipuri de indivizi la procesul de reproducere. Perspectiva evolutivă și adaptivă a unei populații sau specii este hotărîtă, în primul rînd, de acele combinații de gene și genotipuri care, datorită valorii lor adaptive, își impun descendenții.

Explicația modernă a necesitat o serie de precizări prealabile. A fost, astfel, nevoie de o concepție modernă asupra speciei și structurii ei. Trebuiau cunoscute sursele de variabilitate ereditară și semnificația lor pentru structura populațiilor și speciilor etc.

4. NOȚIUNI DESPRE STRUCTURA GENETICĂ A POPULAȚIILOR

Noua concepție despre specie, *concepția biologică*, arată că majoritatea speciilor sînt constituite din numeroase populații locale, adaptate la condiții locale specifice, fluxul de gene menținînd legătura între ele. Fiecare populație se caracterizează printr-o anumită *structură genetică*. Indivizii ce compun o populație nu sînt identici din punct de vedere genetic. De aceea, pentru a descrie structura ei genetică este necesar să cunoaștem *frecvența genotipurilor*, adică proporția de indivizi care aparțin la fiecare genotip. Astfel, dacă considerăm un singur locus autozomal în care se găsesc două alele diferite A și a, din combinarea lor vor rezulta trei genotipuri AA, Aa și aa. Numărul de indivizi care aparțin fiecărui genotip, exprimat în procente din numărul total de indivizi, reprezintă frecvența genotipurilor. Dacă la o populație formată din 1 000 indivizi, 300 au genotipul AA, 500 genotipul Aa și 200 genotipul aa, frecvența lui AA va fi 0,30 sau 30%, a lui Aa 0,50 sau 50% și a lui aa 0,20 sau 20%. Suma frecvenței tuturor genotipurilor este egală cu 1 sau 100%.

Fiind grupuri de reproducere, pentru a descrie procesele genetice la nivelul populațiilor trebuie să estimăm și *frecvența genelor*, adică să specificăm alelele prezente în fiecare locus și proporția lor. Cu ocazia formării gameților, genotipurile parentale sînt distruse, iar în descendență se formează noi genotipuri, pe baza genelor transmise prin gameți. Frecvența genelor poate fi calculată pe baza frecvenței genotipurilor. În cazul exemplului luat de noi, există 1 100 gene A și 900 gene a, frecvența genei A este deci de 0,55 sau 55% și a genei de 0,45 sau 45%.

Frecvența genelor și genotipurilor în populațiile naturale are o stabilitate relativă, fiind controlată de două categorii de forțe, unele cu efect stabilizator și altele cu efect modificator. Rezultatul acțiunii primelor este stabilitatea speciilor, iar rezultatul acțiunii ultimelor este transformarea speciilor, apariția de noi specii, deci evoluția lumii vii. Stabilitatea structurii genetice a populațiilor și speciilor este consecința *legii Hardy-Weinberg, homeostaziei genetice și acțiunii selecției stabilizatoare.*

În populațiile mari cu încrucișare liberă (panmictice) există tendința ca genele să rămînă în echilibru de la o generație la alta, tendință care este consecința legii Hardy-Weinberg. Conform acestei legi, frecvența genelor și genotipurilor rămîne neschimbată de la o generație la alta, frecvența genotipurilor depinzînd numai de frecvența genelor din generația parentală și nu de frecvența genotipurilor din generația ascendentă. Legitatea decurge din segregarea mendeliană și, în absența forțelor evolutive, acționează ca o forță stabilizatoare. La aceasta se adaugă efectul

homeostaziei genetice, care decurge din superioritatea adaptivă a indivizilor heterozigoți. Menținerea heterozigoției în populațiile naturale asigură fiecărui individ o plasticitate ecologică largă, care protejează populația împotriva sărăcirii fondului ei de gene. O mai bună homeostazie a heterozigoților în condiții variabile le conferă o superioritate selectivă. Un grad înalt de heterozigoție conferă populațiilor rezistență la schimbările de mediu și implicit o mai mare stabilitate. În fine, cenzorul principal al structurii genetice a populațiilor este selecția naturală care acționează în favoarea menținerii genotipurilor celor mai adaptate, iar în condiții de mediu relativ stabile, are un efect stabilizator.

5. SURSELE VARIAȚIILOR EREDITARE

Evoluția înseamnă transformare, înseamnă modificarea structurii genetice a populațiilor și speciilor. Conform teoriei sintetice a evoluției, aceasta este un proces care se realizează în două etape : producerea de variații ereditare și dirijarea acestora sub acțiunea selecției naturale. În acest context, rolul primordial al mediului în evoluția biologică capătă un înțeles cu totul nou în comparație cu cel atribuit lui de lamarckism și neolamarckism. El este o cauză a unora din variațiile ereditare și agentul principal al selecției naturale.

Variațiile ereditare constituie materialul întîmplător din care selecția realizează un proces orientat, evoluția biologică. Sursele de variații ereditare sînt : *mutația, recombinarea genetică, hibridarea* și *migrația*.

Cea mai mare parte a variațiilor ereditare dintr-o populație este dată de recombinările genetice și de migrație, dar sursa inițială a acestor variații rămîne mutația. Ea este o modificare structurală a materialului genetic, cu caracter ereditar, care nu este consecința unei recombinări. Mutațiile constituie, în ultima instanță, sursa tuturor variațiilor ereditare, fiind astfel considerate sursa primordială a variabilității genetice din populațiile naturale. Mutațiile pot fi genice, cromozomiale și genomice. Primele, constituie sursa primară a variabilității ereditare.

În procesul de reproducere sexuată, cu ocazia formării gameților, are loc o redistribuire întîmplătoare a genelor parentale și o recombinare întîmplătoare a lor în genotipurile descendente. În timpul meiozei, migrarea omologilor spre cei doi poli, din punct de vedere al originii lor parentale este întîmplătoare. Astfel, pot rezulta 2^n (n fiind numărul perechilor de cromozomi) tipuri de gameți masculi și femeli. Prin libera combinare a acestora vor rezulta noi genotipuri. Aceasta este recombinarea *intercromozomială*, sursă inepuizabilă de variabilitate genetică în cadrul populațiilor. Ea poate genera un număr enorm de genotipuri dintr-un număr de alele diferite la nivelul cîtorva loci. Dacă n este numărul de loci care segregă și r numărul de alele la fiecare locus, numărul de genotipuri posibile se poate calcula după formula :

$$\left[\frac{r(r+1)}{2}\right]^n$$

Recombinarea *intracromozomială* este o altă formă de recombinare genetică la organismele eucariote, care se realizează prin schimbul de gene alele între cromozomii pereche, adică prin crossing-over. În ultimul timp a fost pus în evidență un crossing-over intragenic la procariote. De asemenea, în afara recombinării genetice reciproce care se realizează prin

crossing-over, există și o recombinare genetică nereciprocă, care se realizează prin conversie, adică prin transfer de nucleotide de pe o cromatidă pe alta.

Hibridarea, în general, este o încrucișare între indivizi diferiți unii de alții din punct de vedere genetic. Termenul are semnificații variate fiind aplicat la fenomene diferite. Unii autori înțeleg prin hibridare încrucișarea între indivizi care aparțin la două populații naturale diferite, ajunse secundar în contact. Cînd indivizii ce se încrucișează aparțin aceleiași specii, hibridarea este intraspecifică, iar dacă ei aparțin la specii diferite, hibridarea este interspecifică. Încorporarea de gene dintr-o specie în complexul genic al altei specii, ca rezultat al unei hibridări reușite, este frecventă la plante și este rară la animale.

Migrația, ca sursă de variabilitate ereditară, presupune transfer de gene de la o populație la alta, ceea ce se realizează prin deplasarea unor grupe de indivizi, sau prin gameți. Ea poate afecta frecvența genelor dintr-o populație prin pierderea unor gene ca efect al emigrării, sau prin aport de gene străine ca efect al imigrării. Efectele migrației asupra structurii genetice a populațiilor depind de intensitatea ei și de deosebirile genetice dintre populații. În general, se consideră că majoritatea genelor noi, existente la un moment dat într-o populație, sînt gene imigrate. Hibridarea și migrația sînt procese corelate direct în cazul organismelor sexuate, în sensul că hibridarea presupune o prealabilă migrare a unor indivizi dintr-o populație în alta, sau transport de gameți (polen) de la o populație la alta.

6. FACTORII EVOLUȚIEI

Variațiile ereditare apar la întîmplare, fără a fi legate de valoarea lor adaptivă. Mutațiile nu apar în legătură cu necesitățile adaptive ale indivizilor, ci accidental. Recombinările genetice, de asemenea, nu produc variații ereditare cu o finalitate adaptivă determinată. Între structura genetică a imigranților și efectul lor adaptiv asupra populației gazdă nu există nici o relație directă. Asupra acestui fond „brut" de variații ereditare întîmplătoare acționează însă alte forțe, care permanent ajustează structura genetică a populațiilor și speciilor la condițiile de mediu. Aceste forțe au fost numite forțe evolutive, *factori primari* sau *forțe primare* ale evoluției. Aceștia sînt : *mutația, migrația, selecția naturală* și *driftul genetic*. Primii doi sînt surse de variații ereditare, dar prin modificarea întîmplătoare a frecvenței genelor ei pot declanșa procesul de evoluție fără a-l finaliza. Selecția naturală este forța principală care dirijează acest proces în direcția adaptării continue a populațiilor și speciilor la mediul schimbător în care trăiesc. În populațiile mici, acțiunea selecției poate interfera cu driftul genetic, care deși acționează ca o forță întîmplătoare, are un efect finalizat, fixînd în genofondul populației una sau alta dintre alelele unui locus.

Mutația. Mutațiile sînt nu numai pur și simplu o sursă de variabilitate ereditară, dar și o sursă permanentă de modificare a frecvenței genelor în populațiile biologice. Majoritatea mutațiilor genice constau din schimbări ale genelor sălbatice sau normale în alele ale lor ($A \rightarrow a$). Acestea se numesc mutații progresive. Se cunosc multe cazuri de mutații inverse ($a \rightarrow A$), reversibile. *Rata mutațiilor* spontane, adică probabilitatea ca o genă să sufere o modificare structurală într-o generație, este în general foarte mică, ea variind de la 10^{-4} la 10^{-6} la eucariote și de la 10^{-7} la 10^{-10}

la procariote. Rata mutațiilor poate fi influențată, însă, de factori externi și interni (gene mutatoare etc.).

O serie de mutații sînt repetabile și acestea acționează ca un permanent factor modificator al frecvenței genelor din populație. Deoarece rata mutațiilor pentru cele mai multe gene este foarte mică (10^{-6}), pentru o modificare evidentă a frecvenței genelor, determinată doar de mutație, este nevoie de foarte multe generații. Astfel, dacă rata mutației are o valoare mare, de 10^{-4}, este nevoie de aproximativ 10^4 generații pentru ca o genă să scadă cu o treime din valoarea inițială. În ciuda acestui fapt, presiunile mutaționale pot modifica în mod eficient genofondul populațiilor. Aceste modificări sînt însă și mai mici, din cauză că multe mutații sînt reversibile ($A \rightarrow a$). Dacă frecvența mutațiilor de la $A \rightarrow a$ este u, respectiv de la $a \rightarrow A$ este v, deci $A \underset{v}{\overset{u}{\leftrightarrow}} a$, frecvența genei A va fi : $\Delta p = -up + vq$. Ca efect al mutației reversibile nu poate dispare una dintre cele două alele, ci se va ajunge la un echilibru, care va fi atins atunci cînd $\Delta p = 0$. În acest caz, $-up + vq = 0$, și deoarece $p + q = 1$, frecvența celor două alele în echilibru va fi : $\bar{p} = \frac{v}{u+v}$ și $\bar{q} = \frac{u}{u+v}$. Echilibrul este dependent numai de rata mutației și are o valoare de aproximativ : $u = 1 \cdot 10^{-6}$ și $v = 0{,}5 \cdot 10^{6}$ (rata retromutației fiind de obicei mai mică), de unde $\bar{p} = \frac{0{,}5}{1{,}5} = 0{,}33$, deci 33% dintre cromozomi poartă gena A și 67% gena a. Presiunea mutațiilor cu dublu sens este și mai mică decît a celor progresive, dar ele totuși pot modifica frecvența genelor. Numărul mare de alele mutante într-o populație se poate explica și prin repetabilitatea lor în timp.

Dintre mutațiile cromozomice, cea mai mare importanță pentru evoluție se pare că au avut-o inversiile, translocațiile și duplicațiile eucentrice. În cazul mutațiilor genomice, rolul cel mai important în evoluția speciilor l-au jucat formele poliploide, rolul lor în procesul de speciație fiind deja bine stabilit. Alopoliploidia a fost una dintre căile principale de speciație la plante.

Migrația. Populațiile naturale sînt populații deschise, între ele avînd loc un permanent flux genic sau migrații, prin care se realizează transfer de gene de la o populație la alta. Dacă genele străine diferă de genele populației gazdă, migrația poate afecta constituția genetică a acesteia din urmă. Constituția genetică a populației gazdă se îmbogățește cu gene noi, și în cazul în care acestea se potrivesc cu cele ale gazdei, în urma recombinării cu ele se formează genotipuri noi. Astfel se produce o modificare a structurii genetice a populației autohtone.

Genele străine intrate în populația gazdă ca efect al migrației trebuie să se integreze în complexul coadaptat de gene al acesteia, proces care necesită timp și de aceea, unii consideră că migrația poate întîrzia procesul de evoluție. Integrarea noilor gene în complexul de gene al populației gazdă este controlată de selecția naturală. Ea favorizează numai acele gene străine care sînt capabile să producă cu majoritatea genelor autohtone genotipuri care vor genera fenotipuri cu valoare adaptivă ridicată, cu valoare selectivă mare.

Intensitatea migrației în natură depinde de gradul de izolare a populațiilor, de mărimea și densitatea populațiilor și de capacitatea de dispersie a indivizilor și gameților.

Selecția naturală. Selecția naturală este principala forță evolutivă care controlează și modifică structura genetică a populațiilor și speciilor, orientînd procesul evoluției în direcția creșterii gradului de adaptare a indivizilor, populațiilor și speciilor. Ea nu acționează direct asupra genotipurilor, variațiile ereditare care nu se manifestă în fenotip scăpînd acțiunii directe a selecției. Prin intermediul fenotipului ea favorizează, însă, acele constelații de gene care asigură un grad înalt de adaptare la condițiile de mediu date. Procesul de selecție nu implică în primul rînd supraviețuirea indivizilor, ci *reproducerea diferențială*, adică favorizarea indivizilor și grupelor de indivizi cu cea mai mare capacitate de reproducere. Variațiile care măresc capacitatea de reproducere sînt astfel favorizate de selecție, întărite și generalizate în populații, în timp ce variațiile cu efect opus sînt eliminate.

Prin intermediul reproducerii diferențiale, selecția naturală modifică, în cursul generațiilor, frecvența genelor în populații și specii, determinînd implicit evoluția acestora. Dacă o genă *A* asigură indivizilor care o poartă anumite avantaje reproductive, frecvența ei va crește în populație, iar frecvența genei *a* va scădea. Selecția acumulează în constelația de gene a populațiilor și speciilor genele cu potențial de coadaptare ridicat, care concurează la apariția unor fenotipuri bine adaptate. Favorizînd formele mai bine adaptate și eliminînd pe cele dezavantajoase, selecția reduce variabilitatea genetică a populațiilor. Necesitatea și ireversibilitatea procesului evolutiv sînt determinate de selecție.

În prezent, se admite că, selecția acționează la toate nivelurile de organizare a lumii vii și, în acest sens, vorbim de selecție *individuală*, *intrapopulațională*, *interpopulațională*, *intraspecifică*, *interspecifică* etc. În toate cazurile acțiunea selecției presupune modificări direcționate în structura genetică a nivelului la care acționează.

Efectele selecției naturale asupra structurii genetice a populațiilor și speciilor sînt diferite, în funcție de condițiile de mediu. Modelarea structurii genetice a populațiilor și speciilor stă în legătură cu modificările mediului. Selecția elimină permanent variațiile neadaptive, cu valoare de reproducere și de supraviețuire scăzută, și favorizează fenotipurile care se apropie de optimul adaptativ. Astfel, selecția naturală poate avea efecte diferite, care sînt reflectate în diferitele forme de selecție naturală descrise în prezent.

În condiții externe stabile, selecția elimină fenotipurile extreme, restrînge variabilitatea și concentrează indivizii în jurul optimului adaptativ. Aceasta este selecția *stabilizatoare*. Ea conservă structurile genetice care asigură un grad înalt de adaptare și astfel majoritatea indivizilor devin asemănători prin multe caractere. Fenotipul optim nu presupune exprimarea maximă a unor caractere. Mediul cavernicol, cu factori puțin variabili, este propice selecției stabilizatoare. În cazul schimbării progresive a mediului extern, acționează selecția *progresivă* sau *direcțională*. Aceasta promovează unul din fenotipurile extreme, care se dovedește mai bine adaptat la noile condiții de mediu. Cazul melanismului industrial, în care formele melanice au devenit dominante în noul mediu poluat cu fum, este un exemplu sugestiv pentru selecția progresivă. Modificarea condițiilor de mediu în două sau mai multe direcții determină o selecție *disruptivă* sau *diversificatoare*, care *promovează* mai multe optime adaptative. Unul dintre efectele selecției disruptive este polimorfismul genetic.

Driftul genetic. Echilibrul Hardy-Weinberg poate fi uneori deranjat de driftul genetic, adică o modificare întîmplătoare a frecvenței genelor

dintr-o populație datorită unor factori accidentali. Astfel de procese pot avea loc în populațiile mici sau în grupe mici de indivizi, izolate de populațiile mari.

Să presupunem că un grup mic de șoareci de cîmp este izolat la întîmplare de populația inițială ca efect al unor inundații, fluxul genetic fiind întrerupt în ambele sensuri. Este posibil ca grupul mic, izolat la întîmplare, să fie format numai din indivizi homozigoți *AA*, gena *a* fiind absentă. Dacă micul grup găsește condiții de dezvoltare, va produce o populație cu un genofond diferit de populația inițială, diferență datorată driftului. Modul de acțiune a driftului poate fi demonstrat dacă luăm în considerare o populație mică, formată din 10 indivizi, în care frecvența inițială a genei *A* și a genei *a* este egală ($A = a = 10$). Dacă după o generație gena *a* apare la doi loci în plus față de gena *A*, frecvența celor două gene devine $A = 8$ și $a = 12$. Deci gena *a* are o frecvență de 20% mai mare. Dacă în generația următoare situația se repetă, frecvența va fi $A = 6$ și $a = 14$. Astfel, în două generații, frecvența genei *a* a crescut cu 40% și cea a genei *A* a scăzut cu 40%. Într-o populație cu 1 000 indivizi, după o generație, numărul genelor $A = 998$ și $a = 1\,002$, iar după două generații, $A = 996$ și $a = 1\,004$, modificări care sînt nesemnificative. Deci, în populațiile mici efectul întîmplării este mult mai mare decît în populațiile mari.

Să presupunem că selecția acționează concomitent cu driftul, gena *A* avînd un avantaj selectiv de 1% față de gena *a*. În acest caz, la fiecare 100 indivizi diploizi vom avea 101 gene *A* și 99 gene *a*. În cazul acțiunii cumulate cu driftul, la populația cu 10 indivizi $A = 8{,}1$ și $a = 11{,}9$, iar la cea cu 1 000 indivizi, $A = 1\,006$ și $a = 994$. Deci, în populațiile mari acțiunea selecției este mai eficientă decît driftul.

În condiții naturale, factorii evoluției interacționează complex în legătură nu numai cu mărimea populației, ci și cu natura speciilor și a modificărilor factorilor ecologici. „Strategia evolutivă" a populațiilor și speciilor, bazată pe „pompa" de variații ereditare dirijate de selecția naturală, este bazată atît pe uniformitate cît și pe diversitate genetică. În condiții de mediu stabile, uniformitatea este avantajoasă, dar în condiții variabile, diferite stări ale unui caracter au o valoare adaptativă mai bună.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Atlan, H. *L'organisation biologique et la théorie de l'information.* Hermann. Paris, 1972.

Binder, E. *La génétique des populations.* Presses Univ. de France, Paris. 1967.

Ceapoiu, N. *Genetica și evoluția populațiilor biologice.* Ed. Academiei R.S.R., București, 1976.

Ceapoiu, N. *Evoluția speciilor.* Ed. Academiei R.S.R. București, 1980.

Darwin, Ch. *Originea speciilor prin selecție naturală*. Ed. Academiei R.P.R., 1957.
Falconer, D. S. *Introducere în genetica cantitativă*. Ed. Agrosilvică, București, 1969.
Ford, E. B. *Génétique écologique*. Gouthier-Villars Editeurs, Paris, 1972.
Grant, V. *Gene Flow and the homogeneity of species populations*, Biol. Zbl., 99, 157—169, 1980.
Grant, V. *The genetic goal of speciation*. Biol. Zbl., 100, 473—482, 1981.
Jacard, A. *Structures génétiques des populations*. Masson, Paris, 1970.
Lewontin, R. C. *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia Univ. Press, New-York, London, 1974.
Mayr, E. *Population, espèces et évolution*. Hermann, Paris, 1974.
Metler, L. E., Gregg, T. G. *Genetica populațiilor și evoluția*. Ed. Științifică, București, 1974.
Raicu, P., Gorenflot, R. *Cytogénétique et évolution*. Ed. Academiei R.S.R., 1980.

XIX. ACVACULTURA ȘI PERSPECTIVELE EI

1. NOȚIUNI INTRODUCTIVE

Omul utilizează produsele mediului acvatic ca sursă de alimente din cele mai vechi timpuri. Acvacultura ca îndeletnicire practică apare mai tîrziu. Un papirus atestă faptul că, în incinta palatului regal din Egipt erau amenajate helești cu pești fără a se putea preciza destinația acestora (fig. XIX.1). Deși pe parcurs s-au realizat succese importante mai ales în cultura peștilor, omul modern asemănător cu cel din timpurile trecute se mulțumește cu captura uneltelor de pescuit mai mult sau mai puțin evoluate în ceea ce privește obținerea de bunuri din vastul mediu acvatic. În privința pescuitului marin omul modern a depășit epoca vînatului primitiv numai prin mijloacele de deplasare la locul de pescuit și perfecționarea uneltelor pentru prinderea prăzii. Problemele legate de alimentație, energetică, protecția ecosistemelor și dezvoltarea echilibrată a acestora în contextul demografic actual ca și revoluția tehnico-științifică, impun cu necesitate un mod nou de abordare a problemelor legate de exploatarea rațională, pe baze științifice și cu înalt randament a mediului acvatic în general și al celui marin în special. În ceea ce privește obținerea de produse biologice din mediul acvatic singura soluție de înalt randament și perspectivă este *acvacultura intensivă.*

Cauzele care obligă colectivitatea umană să treacă la extinderea acvaculturii sînt numeroase dar vom reține pe cele mai importante :

Situația actuală și de perspectivă în ceea ce privește combustibilii primari și în special hidrocarburile fac nerentabile imensele flote de pescuit oceanic ; degradarea apelor interioare și reducerea volumului acestora sub raportul utilizării în piscicultură obligă la organizarea pisci-

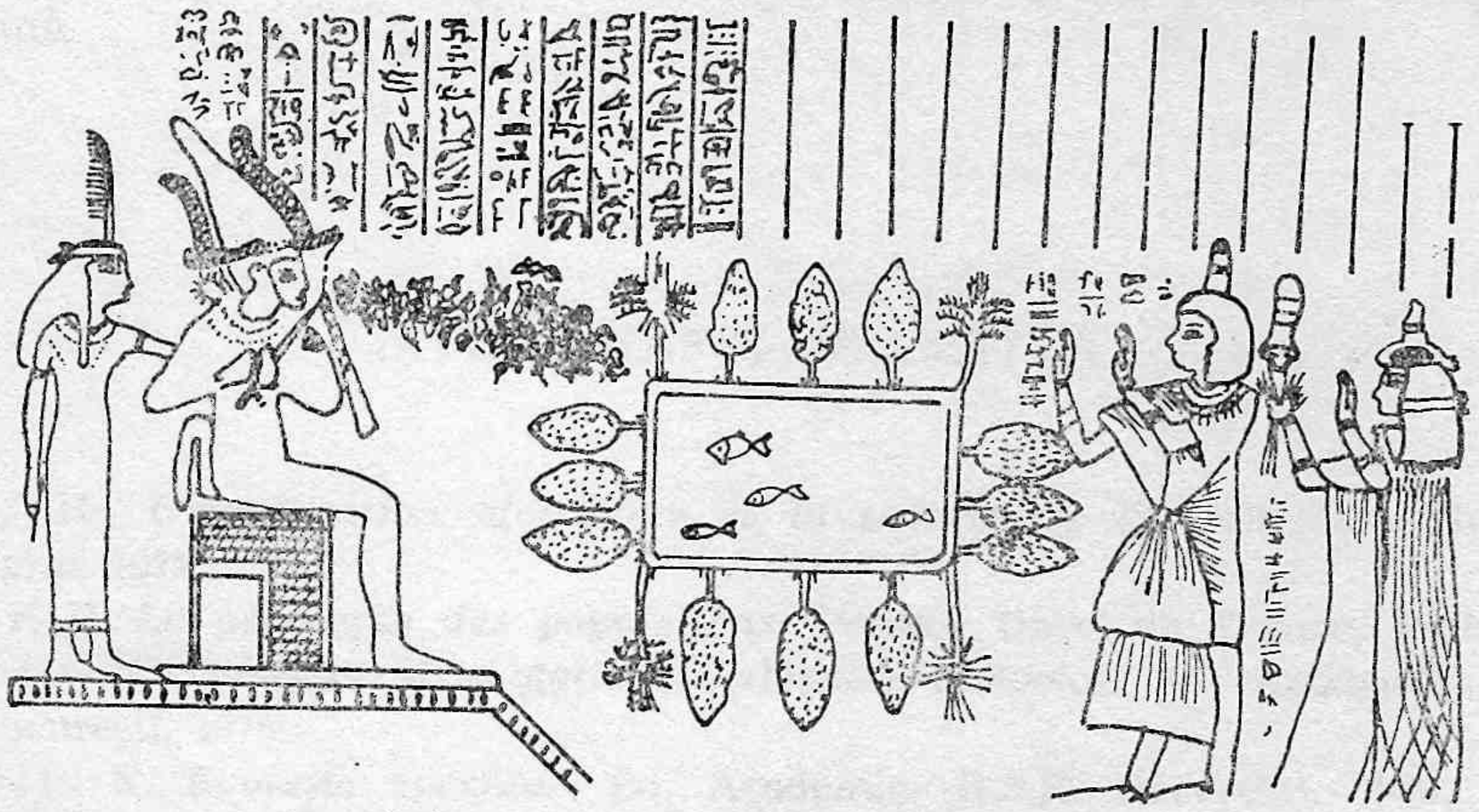


Fig. XIX.1. Helești în incinta palatului.

culturii în apele marine, nelimitate ca volum și cu perspective de diversificare mai largă în ce privește gama produselor biologice obținute.

Limitarea și degradarea terenurilor agricole prin eroziune și extinderea deșerturilor au consecințe grave asupra alimentării unei bune părți din populația planetei în special a celei din țările în curs de dezvoltare.

Randamentul crescut și de calitate obținut mai ales de piscicultură dă speranțe privind completarea nevoilor acute de proteine ale populației umane.

În raport de aceste considerente acvacultura se definește ca fiind : *tehnica de obținere a unor produși biologici utilizabili prin folosirea mediului acvatic pentru creșterea unor organisme acvatice importante pentru satisfacerea diferitelor nevoi ale oamenilor*. Prin acvacultură se urmărește :

— obținerea de produși biologici utilizați în alimentație, farmaceutică, industrie, furajarea animalelor domestice, epurarea apelor poluate ;

— producerea de puiet pentru repopularea bazinelor acvatice deteriorate prin poluare ;

— valorificarea terenurilor improprii pentru cultura în sol prin amenajări piscicole de înalt randament.

Datorită acestor obiective și a avantajelor economice ce derivă din exploatarea surselor de apă, acvacultura a intrat în spectrul de preocupări a numeroase instituții științifice, guvernamentale și supraguvernamentale (U.N.E.S.C.O., F.A.O.). În țara noastră se acordă o mare importanță dezvoltării acvaculturii în special pisciculturii care are la dispoziție un domeniu vast oferit de sectorul Dunării și al numeroaselor ape interioare curgătoare sau stagnante, cît și de apele Mării Negre. Învățămîntul nostru prin împletirea lui tot mai strînsă cu cercetarea și producția, poate contribui la desăvîrșirea programului inițiat de partid în acest domeniu de mare perspectivă pentru valorificarea la înalt nivel al resurselor patriei noastre socialiste.

Acvacultura nu este un domeniu unitar așa cum apare la prima analiză. În raport de mediul acvatic în care se realizează, distingem un sector al apelor dulci, continentale și altul al apelor marine. În raport de organismele cultivate distingem, *cultura algelor,* subdivizată în *cultura algelor unicelulare* sau al microfitelor și *cultura algelor pluricelulare* sau al macrofitelor. Pe de altă parte, cultura animalelor acvatice sau *zoocultura* cuprinde și ea numeorase subramuri cum sînt : *cultura filtratorilor,* cuprinzînd moluște și crustacei și *piscicultura* sau cultura peștilor dulcicoli și marini. În prezent se manifestă preocuparea de a diversifica și extinde acele culturi care dau randament maxim în satisfacerea cerințelor de ordin economic.

Realizarea unui sector de acvacultură necesită pe lîngă cunoștințele de sistematică, ecologie, fiziologie și embriologie, o largă documentare în legătură cu mediul de cultură sau *mediul acvatic* adecvat, în domeniul *tehnologiei acvaculturii* și al *dăunătorilor* potențiali, cît și în ceea ce privește caracteristicile principale ale *ramurii de acvacultură selectată* pentru nevoile practice.

2. MEDIUL ACVATIC

Apele naturale, *freatice, izvoare, curgătoare, limnicole* și *marine* sînt populate cu organisme denumite acvatice sau *hidrobionte*. Viața a apărut în mediul acvatic, s-a dezvoltat și evoluat în acest mediu iar în prezent

cu toate că un mare număr de unități sistematice au părăsit mediul acvatic totuși peste 75% din numărul grupărilor sistematice superioare genului trăiesc în acest mediu. Se afirmă pe drept cuvînt că mediul acvatic este un mediu favorabil vieții și aceasta datorită calităților fizico-chimice și mecano-dinamice ale apei.

Molecula de apă este o moleculă simplă cu legături stabile, covalente, avînd o structură ce determină polarizarea sarcinilor (fig. XIX.2). Configurația spațială a sarcinilor conferă moleculei de apă o serie de particularități specifice în raport cu alte molecule și grupări moleculare. Moleculele de apă se *asociază* prin legături electrostatice de tip Van der Walls dînd naștere unor agregate moleculare denumite *hidroli*. În acest context apa apare ca o mixtură de astfel de hidroli diferiți procentual în raport de temperatura mediului. În intervalul de temperatură de la 0—100°C proporția dintre monohidrol (H_2O), dihidrol $(H_2O)_2$ și trihidrol $(H_2O)_3$ se modifică mult. La 0°C predomină trihidrolii, apa este solidă, la 100°C, monohidrolii cu cinetică mare, apa este sub formă de vapori iar între cele două extreme procentul de dihidrol este preponderent. În raport de dinamica acestor asociații se modifică și caracteristicile fizice ale apei cum sînt : tensiunea superficială, viscozitatea, proprietățile calorice și electrice.

Hidratarea este o proprietate rezultată din structura apei. Ionii și moleculele avînd grupări polare hidrofile rețin moleculele de apă în număr proporțional cu sarcina electrică a ionului sau grupării. Orientarea dipolilor este în funcție de sarcina ionului (fig. XIX.3).

Disocierea sărurilor ajunse în contact cu apa se datorește capacității acesteia de a rupe forțele de cristalizare și a se interpune între ionii de constituție separîndu-i datorită constantei dielectrice relativ mari a apei (fig. XIX.4).

Urmarea exercitării acestor particularități și a faptului că, sub acțiunea energiei solare și geotermice moleculele de apă se detașează din masa apei trecînd în atmosferă și dînd naștere norilor se recondensează iar sub acțiunea gravitației cad din nou la suprafața pămîntului unde sub acțiunea aceleiași forțe curg spre zona de joasă altitudine. În permanență, apa planetei efectuează un circuit de o mare amploare. Pe parcursul acestui circuit moleculele de apă vin în contact cu alte molecule din atmosferă și scoarță pe care le antrenează pe același drum. Pe parcursul acestui circuit apa se constituie în formațiuni avînd caracteristici chimice, fizice și hidrologice distincte și pe care le putem încadra în : ape curgătoare, lacuri și mări. Prezența substanțelor dizolvate și a dispersoizilor

Fig. XIX.2. Structura moleculei de apă și polarizarea sarcinilor acesteia.

Fig. XIX.3 Hidratarea ionului de sodiu.

Fig. XIX.4. Disocierea sării în prezența apei.

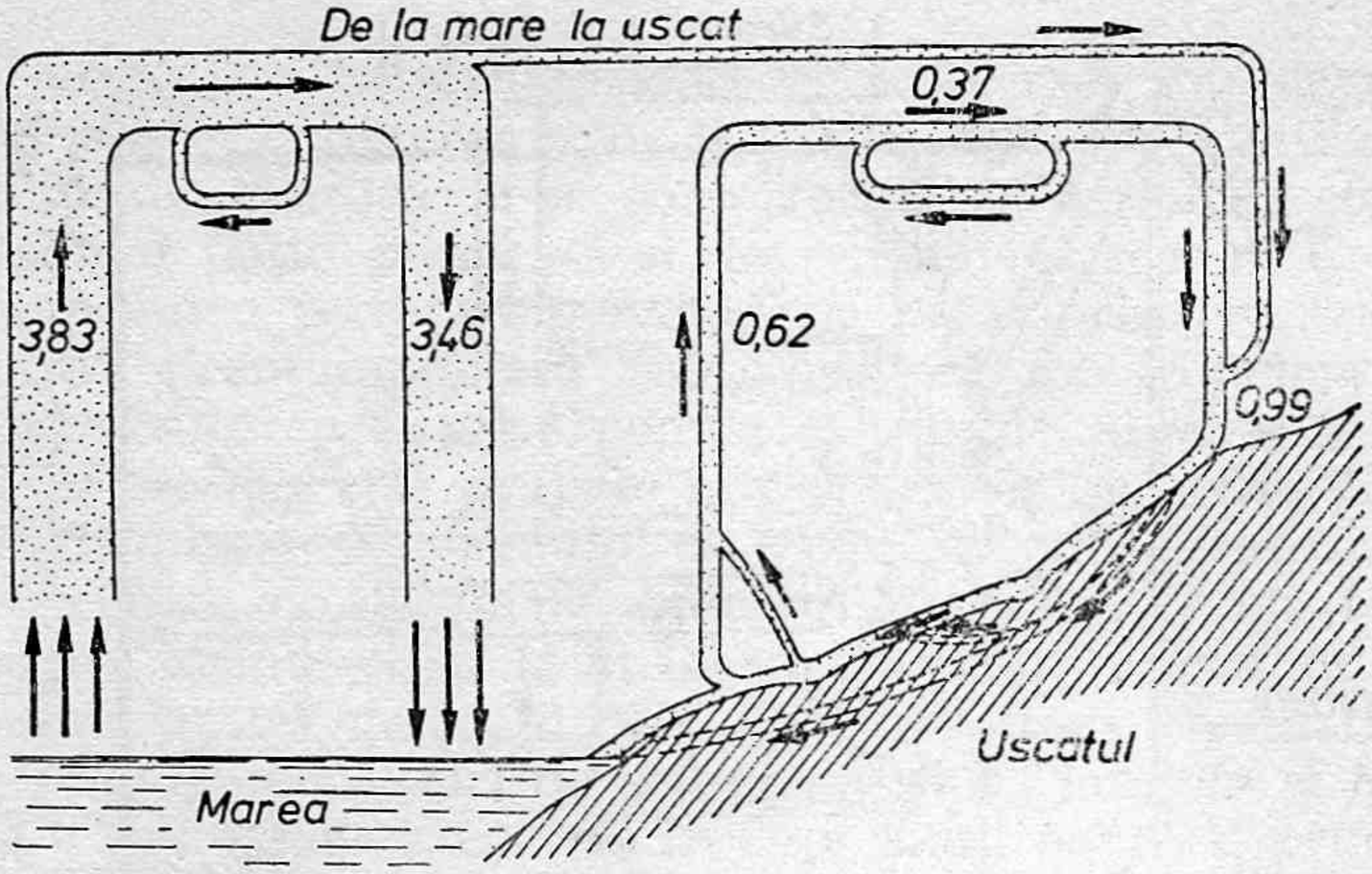


Fig. XIX.5. Circuitul apei în natură (valorile în geograme).

schimbă fundamental structura mediului acvatic care devine o soluție nutritivă și cu proprietăți osmotice potrivite perpetuării proceselor biologice (fig. XIX.5). În prezent au fost depistate peste 60 elemente chimice ca fiind prezente în mediul acvatic și care sub raport biogeochimic se împart în : *macroelemente, oligoelemente* (sau *microelemente*) și *urme,* marcate doar calitativ. Unele microelemente cum sînt azotul, fosforul, sulful și siliciul variază cantitativ sezonier și controlează prin aceasta dezvoltarea biocenozelor fapt pentru care poartă denumirea de bioelemente. Mediul acvatic conține în afară de substanțele dizolvate (ioni) și molecule organice hidratate, o serie de particule suspensoide care poartă în general denumirea de *detritus.* Detritusul se sedimentează cu timpul la fundul bazinelor acvatice formînd mîlul și sedimentele de fund care în mări și oceane măsoară grosimi considerabile iar în lacuri contribuie la colmatarea cuvetei. În raport de originea detritusului acesta poate proveni dinafara bazinului și poartă denumirea de *detritus alohton* și din procesele biologice proprii bazinului și se numește *detritus autohton.*

Dispersoizi conținuți de apele naturale intră în anumite raporturi dinamice, constînd în schimbul de ioni, reacții de oxidoreducere care sub influența factorilor de natură fizică și biologică se intensifică sau diminuează. Mai ales organismele vii preiau cantități importante din materia dispersă în mediul acvatic, o prelucrează în sistemul lor metabolic și o redau mediului mult modificată calitativ și cantitativ. În cadrul ciclului de transformări, biocenozele cresc sau descresc în greutate fapt evidențiat de *producția biologică* și *productivitatea* formațiunii acvatice date. Cunoștințele de dinamică chimică, de evoluție a parametrilor fizici, de fiziologie, ecologie și etologie ce condiționează în ultimă instanță producția și productivitatea biologică a bazinelor acvatice stau la baza organizării științifice a acvaculturii (fig. XIX.6). Mediul acvatic cu toate caracteristicile și complexitatea lui, constituie mediul în care se efectuează acvacultura.

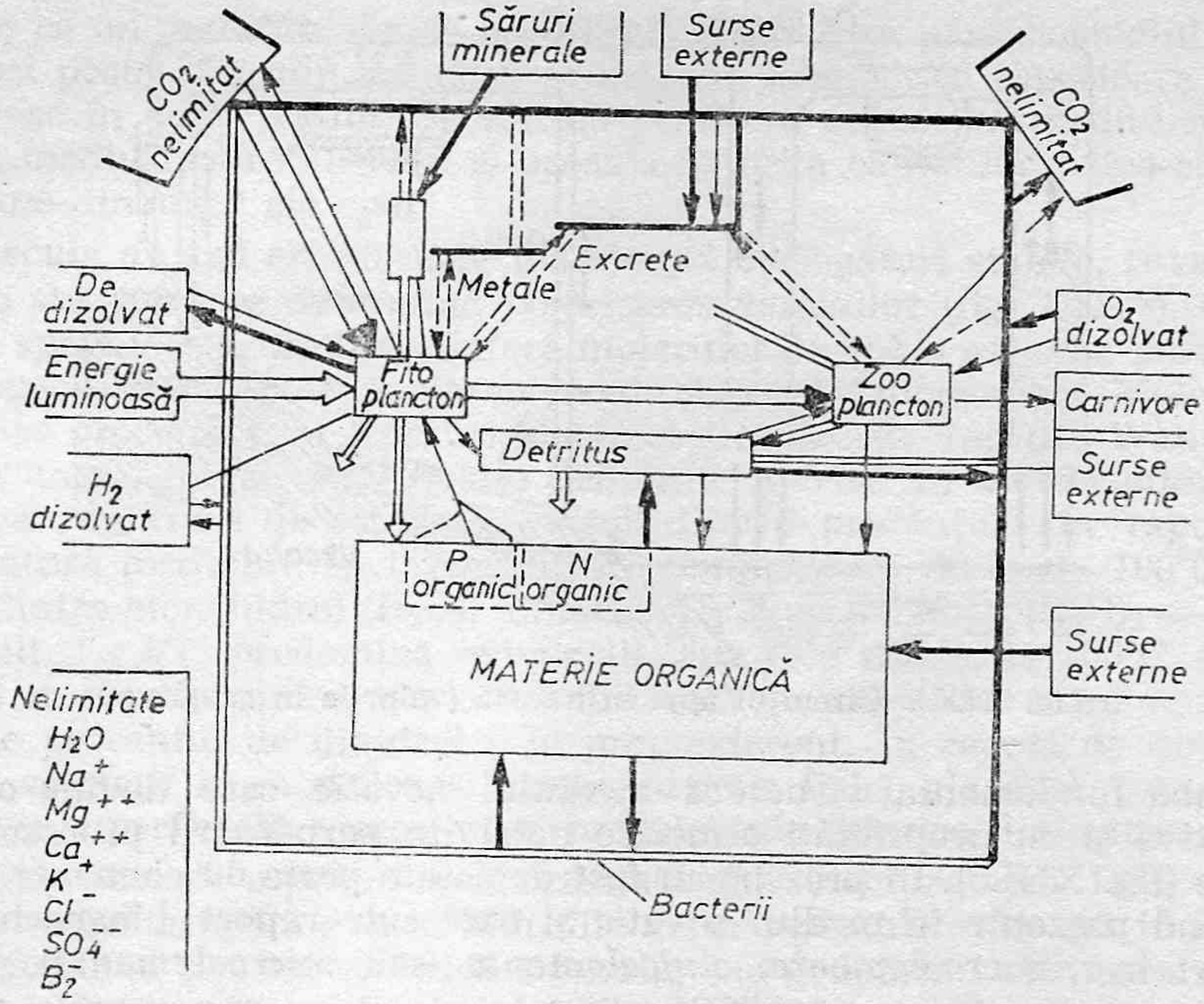


Fig. XIX.6. Principalii factori implicați în producția unui bazin acvatic.

3. TEHNICILE ACVACULTURII

Acvacultura similar cu agricultura, apicultura, sericicultura sau al altor compartimente care se ocupă de creșterea intensivă a plantelor și animalelor dispune, pe baza experienței acumulate prin activitatea practică și cercetarea științifică, de o serie de tehnici avînd caracteristici specifice.

a. *Amenajările*. Pentru cultivarea organismelor acvatice este necesar un spațiu delimitat care să conțină un volum de apă adecvat și cu caracteristici care să permită dezvoltarea organismelor selectate. Spațiile destinate acvaculturii cît și volumul mediului de cultură depind de scopul urmărit. În condiții de laborator aceste spații sînt restrînse. Algele, bacteriile acvatice se cultivă în laborator utilizînd medii de cultură restrînse la spații cuprinse în vase de sticlă cu diametrul de cel mult 25 cm sau în acvarii cu volum redus. În prezent chiar și pentru astfel de culturi se utilizează instalații mai complicate cum sînt *biostatele*. Astfel de instalații asigură atît climatizarea cît și posibilitatea ca experimentatorul să intervină cu anumite condiționări cerute de protocolul experimental (v. fig. XIX.6). Cultura intensivă atît a plantelor cît și a animalelor acvatice necesită însă amenajări corespunzătoare și adesea pe suprafețe mari. Prima problemă care trebuie rezolvată este a sursei de apă. Sursa de apă trebuie să îndeplinească condiții de mineralizare, duritate, *p*H, organoleptice și de altă natură pentru a nu dăuna și diminua rezultatul scontat. Sursa de apă trebuie să corespundă și cantitativ pe întreg ciclu de producție cît și sub raport sanitar. Pentru alegerea sursei de apă trebuie consultat un for specializat.

Incintele amenajate pot fi în raport de scop, mai complexe sau mai simple. Astfel pentru cultivarea unor specii de pești pot fi utilizate bălțile și iazurile naturale. Cultura ce se poate realiza în astfel de condiții este mai mult sau mai puțin primitivă și de randament scăzut. Crescătoriile sistematice cuprind o incintă amenajată pe uscat prin construcția unor bazine de formă dreptunghiulară sau circulară de adîncime adecvată scopului și prevăzute cu sisteme pentru evacuarea și primenirea apei. Bazinele sau helești sînt grupate într-o succesiune anumită în raport de destinație. Amplasarea sistemului de bazine trebuie realizată în raport de cerințele specifice, de iluminare, așezări umane și instalații industriale. Pot fi amenajate incinte chiar și în interiorul unor formațiuni acvatice (lacuri de baraj, sector marin litoral). Pentru cultura efectuată în apele continentale principalele tipuri de amenajări sînt : *iazurile* și *helești*.

Iazul este o amenajare executată în depresiuni naturale prin reținerea apei cu ajutorul unui baraj sau dig efectuat pe cursul unei ape curgătoare. Barajul poate fi construit din beton, piatră sau chiar din pămînt bătătorit. Aplicarea unor lucrări de artă și a unor instalații pentru reglarea nivelului cresc valoarea funcțională a acumulării (fig. XIX.7). Lacurile de acumulare sau de baraj pot fi asimilate cu iazul.

Helești se construiește pe terenuri plane situate în preajma unei surse de apă permanente, și cu debit constant prin aplicarea unor baraje în amonte de sistemul de helești, pe cursul apei curgătoare destinată să aprovizioneze sistemul cu apă. Helești are fundul și pereții fie din pămînt bătătorit, fie din beton. În crescătoriile de crapi se utilizează primul tip ; în cele de păstrăv de munte al doilea tip (fig. XIX.8). Pentru creșterea puietului de sturioni și de lostriță se folosesc helești circulare beto-

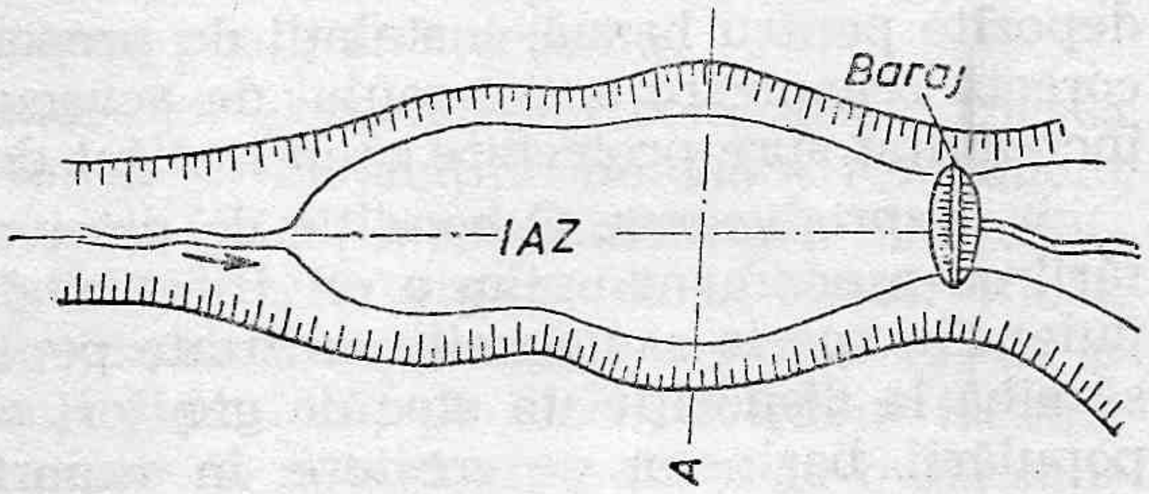


Fig. XIX.7. Schema unui iaz (după Bârcă și colab.).

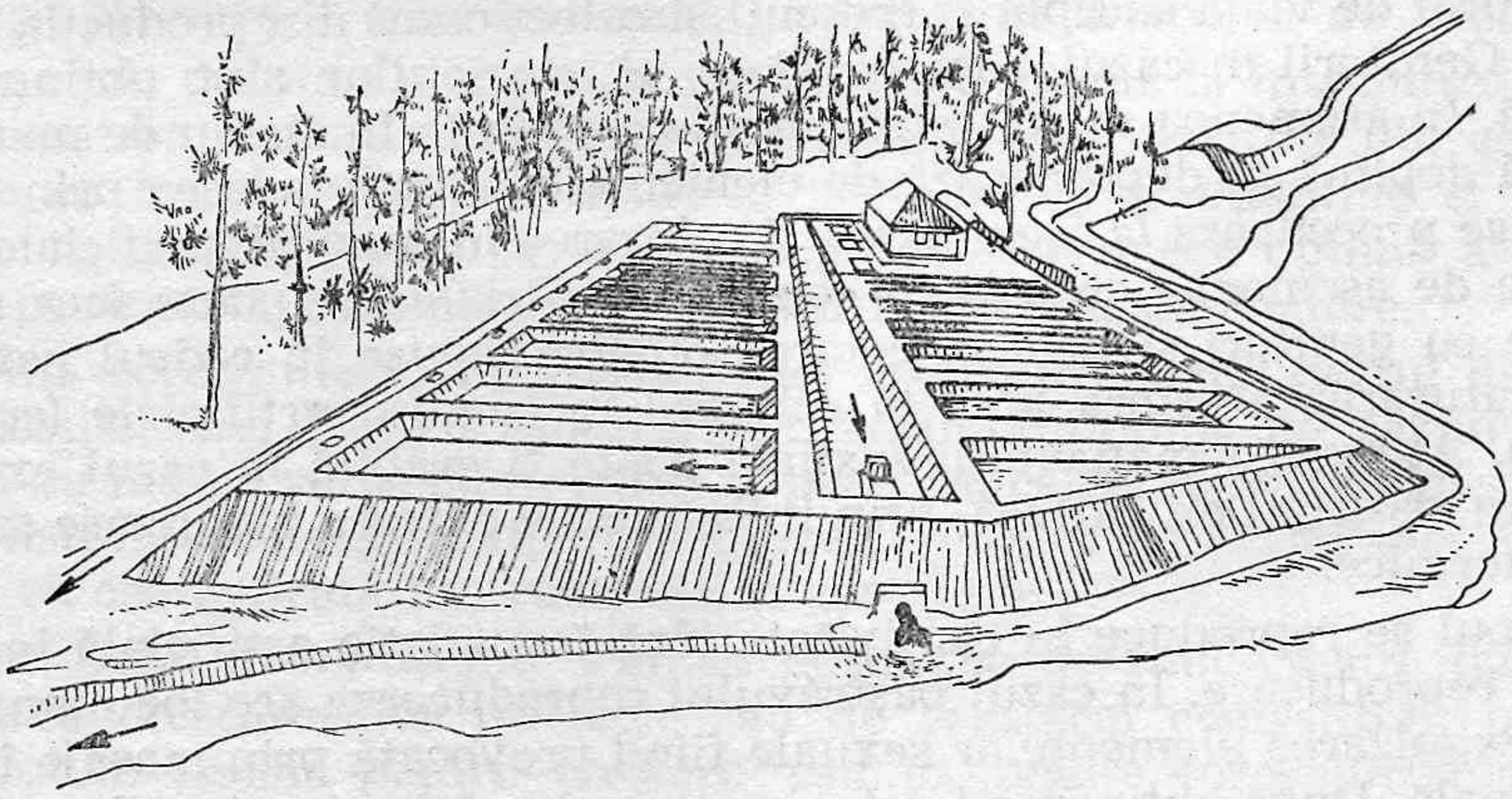


Fig. XIX.8. Structura schematică a unei crescătorii salmonicole.

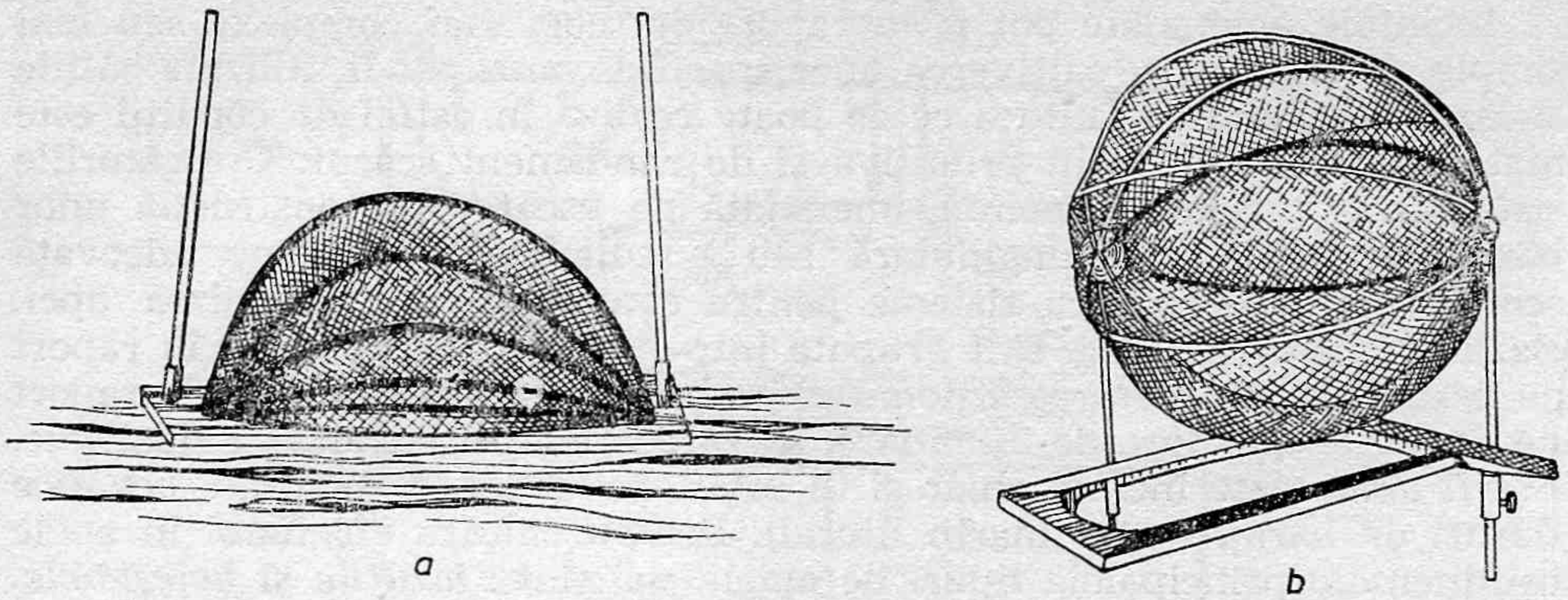


Fig. XIX.9. Instalație flotantă pentru creșterea salmonizilor în apele marine :
a — submersată ; *b* — pe suport.

nate. În cultura crustaceilor marini comestibili, ai moluștelor și chiar în cultura unor pești în mediul marin se organizează incinte flotante de formă sferică sau dreptunghiulare care delimitează spațiul de cultură (fig. XIX.9). O astfel de instalație ca cea din figura de mai sus cu diametrul de 8 m permite creșterea intensivă a păstrăvului de munte în ape salmastre, cu randament foarte ridicat. Incinte flotante pentru creșterea păstrăvului de munte sînt utilizate experimental și la stațiunea de cercetări de la Pîngărați județul Neamț. Incinte delimitate și amenajate cu pietre pentru prinderea discului adeziv se utilizează și pentru creșterea intensivă a unor alge macrofite marine (Japonia). Amenajările piscicole mai ales, necesită și o serie de anexe constînd din clădiri administrative, depozite pentru hrană, instalații de preparare a hranei etc. Pentru o mai corectă organizare a sistemului de acvacultură este bine ca acesta să fie încredințat spre proiectare unui institut de specialitate.

b. *Reproducerea*. O condiție de prim ordin pentru asigurarea exploatării cu randament optim a unui sistem de acvacultură este obținerea de puiet din specia sau speciile utilizate pentru creștere. Crescătoria trebuie să aibă la dispoziție un stoc de genitori care să asigure puietul necesar populării bazinelor de creștere în raport cu valorificarea producției și eliberarea helești eielor. *Genitorii* pot fi procurați prin captură din mediul lor natural de viață sau pot fi crescuți și selecționați din producția crescătoriei. Genitorii în cazul somonului și al sturionilor sînt obținuți prin captură. În asemenea cazuri exemplarele capturate în stadiu de maturitate sexuală deplină se deposedează de elementele sexuale adesea prin sacrificare și se procedează la fecundarea și eclozarea în condiții artificiale. Puietul este de asemenea crescut în condiții artificiale. Se poate face aprovizionare cu genitori și prin colectarea ouălor depuse în cadrul natural și apoi maturarea acestora pînă la eclozare în condiții artificiale (crustacei marini). Atingerea maturității sexuale poate fi grăbită în cazul exemplarelor din sistemul de cultură, prin injectare de extrase hipofizare sau prin șocuri termice.

Crapul se reproduce în captivitate fără fecundație artificială în helești eul de reproducere. În cazul păstrăvului reproducerea are loc numai artificial, expulzarea elementelor sexuale fiind provocată prin masaje în zona abdominală. După obținerea icrelor se procedează la stropirea lor cu laptii obținuți de la masculi tot pe cale artificială. Tehnicile de obținere a pro-

dușilor sexuali și de fecundare artificială sînt destul de complicate și delicate, fiind necesară o mare îndemînare și pricepere.

Incubația are loc la crap în helești eu. Incubația la formele cu ouă bogate în vitelus durează un număr mare de zile și se realizează în incubatoare special amenajate cu condiții de irigare și temperatură cît mai aproape de cele naturale (păstrăv). Durata de incubație este legată de tipul de ou și specie. După eclozare, larvele provenind din ouă telolecite au rezerve în sacul vitelin pentru nutriție pe o perioadă mai lungă de timp astfel că nu este necesară hrană imediată pentru dezvoltare, vitelusul satisfăcînd o anumită perioadă de timp cerințele de hrană. În cazul speciilor cu rezerve viteline reduse și cu incubație rapidă, larvele necesită hrană artificială sau naturală încă din primele zile. În cazul crapului, hrana în stadiul tînăr este asigurată de planctonul ce se dezvoltă în helești eul de reproducere. Adesea în cazul formelor alecite se organizează lanțuri alimentare artificiale din fitoplancton și zooplancton pentru asigurarea hranei necesare. Obținerea de astfel de hrană naturală, în condiții artificiale este una dintre cele mai dificile probleme de rezolvat pentru acvacultor.

c. *Nutriția*. Populația care urmează a fi crescută în sistemul de acvacultură trebuie hrănită în așa fel ca dezvoltarea și creșterea ponderală în timp să satisfacă cerințele legate de obținerea unui randament cît mai bun în exploatarea unității productive. În cazul cultivării algelor microfite și macrofite, în apa utilizată pentru cultură se adaugă adesea îngrășăminte artificiale. Cultivarea în mediul marin nu necesită în toate cazurile astfel de amendamente. Dar pentru a se obține o masă vegetală mare și în timp scurt amendamentele cu îngrășăminte chimice se impun. Cultura intensivă de alge sărăcește mediul foarte rapid mai ales în azotați și fosfați, în lipsa cărora dezvoltarea poate fi încetinită.

În sistemele de cultură a crustaceilor și moluștelor comestibile adesea hrana naturală este suficientă, totuși în instalațiile de mare randament se adaugă făină de crustacei capturați (cril). În salmonicultură s-au utilizat mult timp ca hrană suplimentară diferite organe de la abator (ficat, splină, rinichi) iar în crescătoriile ciprinicole resturi vegetale și chiar făină de pește etc. Trebuie reținut faptul că, pe cînd păstrăvul trebuie furajat complet și mai ales cu produse de natură animală și de bună calitate, crapul se hrănește și natural astfel că, hrana administrată artificial este o complectare a celei naturale, contribuind la sporul de producție.

În prezent, pe plan mondial și național s-a trecut la întocmirea unor rații alimentare fundamentate științific. Rațiile sînt alcătuite din granule nutritive ce conțin : glucide, lipide și proteine ca și vitamine și săruri minerale în proporții care să asigure vigoare și creștere optimă a populației și pe această bază a randamentului maxim în exploatare.

Nutriția corespunzătoare a populației este o problemă destul de dificilă și costisitoare. Pentru asigurarea condițiilor optime de hrănire este necesară nu numai sursa de hrană ci și personal calificat pentru pregătirea și administrarea corespunzătoare a hranei. Tehnica de alimentare devine similară cu cea aplicată în avicultură și zootehnie.

d. *Creșterea și îngrășarea*. Pentru obținerea de randamente bune în exploatarea crescătoriilor piscicole sau de crustacei comestibili, puietul este trecut în bazine pentru creștere sau în incinte corespunzătoare în cazul mariculturii. În bazinele de creștere se asigură o densitate optimă în raport cu cerințele speciei față de oxigen și de creșterea mai rapidă

sau mai lentă a speciei. Pentru cultivarea în apă marină a salmonidelor puietul se crește în bazine cu apă dulce pînă atinge o anumită dezvoltare, apoi se introduce în incinte cu apă sărată. Bazinele de creștere sînt astfel dimensionate față de cele în care se dezvoltă puietul fiind în general mai adînci și cu suprafață mai mare. Se va avea în vedere și durata de timp pînă la valorificare. Dacă intervine o perioadă de iernare, se va asigura volumul de apă necesar pentru iernarea în bune condiții a populației. Pe întreaga perioadă de creștere se va asigura o hrănire corespunzătoare și condiții de utilizare în hrană a elementelor naturale pentru diminuarea adausului fără a se diminua dezvoltarea și creșterea ponderală optimă.

Se manifestă pe plan general, mai ales în țările cu acvacultură dezvoltată, o tendință de a se utiliza în tehnologiile de creștere noile achiziții ale cercetărilor de biologie din domeniul fiziologiei nutriției, iar în zonele litorale de creștere — în incinte amenajate în marea epicontinentală.

e. *Patologia și protecția sanitară a culturilor.* Acvacultura nu este ferită de acțiunea unor agenți dăunători mai ales în cazul în care densitatea organismelor pe volum de apă este ridicată. Cauza principală a daunelor produse de diferiți agenți : virusuri, bacterii, ciuperci, infuzori și diverși viermi paraziți o constituie lipsa de măsuri igenico-sanitare corespunzătoare, a unei profilaxii necorespunzătoare, în nedepistarea uneori la timp, a factorilor dăunători și a localizării lor. Manipularea greșită a puietului și adulților la trecerea dintr-un bazin în altul poate duce la lezarea tegumentului care devine astfel o poartă de intrare a ciupercilor sau al altor agenți. Apa murdară avînd suspensii mai ales anorganice de natură cristalină lezează branhiile la pești favorizînd prin aceasta fixarea unor agenți și pătrunderea lor în corpul animalului. Unele boli virotice și bacteriene ca și infecțiile cu infuzori au caracter epidemic, cu răspîndire rapidă care pot compromite cultura pe arii largi sau în totalitate. Supravegherea zilnică a populației și izolarea exemplarelor care prezintă simptome ale unei infecții completată cu examinarea imediată la microscop a hifelor sau coloniilor situate la suprafața tegumentului și punerea rapidă a diagnosticului precis este prima etapă în lupta contra agenților patogeni. În etapa următoare se iau măsuri corespunzătoare de localizare a epidemiei și de înlăturare a pericolului de infestare a altor bazine. Adesea măsurile sînt radicale. În asemenea cazuri întreaga populație afectată se pescuiește și se sacrifică. Helești eul este desecat și se aplică amendamente care duc la sterilizarea sau deparazitarea completă a acestuia. Razele solare sînt mijlocul cel mai bun de sterilizare și pentru aceasta se lasă bazinul un timp fără apă pentru ca lumina să-și producă efectul. Factori care favorizează răspîndirea agenților patogeni în cultură sînt și resturile de hrană care rămase în bazin pot favoriza dezvoltarea unor agenți patogeni sau paraziți. Cel mai important vector al bolilor este însă apa de alimentație a bazinelor. În acest scop se evită pe cît e posibil ca apa de alimentare să treacă dintr-un helești eu în altul. Menținerea unei curățenii desăvîrșite în incintele amenajate, alimentarea cu apă curată și bine oxigenată ca și păstrarea unei igiene alimentare corespunzătoare sînt factori profilactici de prim ordin care stau în atenția acvacultorului. Daune mai produc și mamiferele acvatice, păsările de apă și braconierii.

Tratarea bolilor manifeste este greu de realizat mai ales cînd infecția cuprinde un mare număr de indivizi. Se pot totuși în unele cazuri aplica

măsuri de combatere prin dezinfectarea exemplarelor atacate cu ajutorul unor băi de apă conținînd clorură de sodiu sau hipermanganat în anumite concentrații. Acvacultorul trebuie să cunoască bine simptomele bolilor și mijloacele de prevenire și combatere a acestora.

f. *Acvacultura și poluarea*. Apa care străbate un sistem organizat pentru cultura intensivă a animalelor acvatice cît și a plantelor din cultură intensivă se încarcă cu o serie de produși organici iar uneori și minerali rezultați din adaosul de hrană sau îngrășăminte cît și din activitatea biologică secundară. Astfel de ape deversate în rețeaua de suprafață sau în bazinele marine duc la poluarea mediului acvatic urmată de fenomene cu evoluție rapidă spre degradare.

Poluarea apelor care alimentează sistemele în care se efectuează acvacultura este dăunătoare atît pentru populația animală sau vegetală crescută în astfel de condiții cît și pentru instalațiile sistemului respectiv. Mai ales în salmonicultură, poluarea chiar de un nivel redus este fatală și compromite întregul proces de producție. Din aceste motive, amplasarea unităților piscicole trebuie făcută numai după un control riguros al calității apei de suprafață și chiar a apei freatice din zonă.

4. PRINCIPALELE RAMURI ALE ACVACULTURII

Acvacultura are ca substrat sau mediu, apa cu toate caracteristicile sale natural determinate. Cum apele naturale se subdivid în două categorii și anume ape dulci sau continentale și ape marine sau oceanice și cum acvacultura se practică în ambele tipuri de ape putem subdivide acest domeniu într-o ramură a *acvaculturii continentale* și cea a *acvaculturii marine*. În cele ce urmează vom face abstracție de această departajare redînd ramurile de acvacultură în raport de grupa de organisme utilizate pentru creștere.

a. *Cultura algelor*. Algele se cultivă în laborator cu scop științific și în sisteme amenajate sau biostate în scopul obținerii de materie pentru diferitele ramuri industriale sau pentru furaje. În ultima vreme se organizează culturi pentru stațiile de epurare a apelor reziduale. Dacă cultura se efectuează folosind o singură specie avem ceea ce se numește *cultură pură*. Astfel de cultură necesită un mediu steril. Mai frecvent se realizează *culturi brute, intensive, masive* și *sincronizate*.

Cultura brută cuprinde o mixtură de specii de alge la care se asociază adesea și bacterii. Se realizează pentru studii taxonomice.

Cultura intensivă se realizează în instalații complexe care asigură condiții optime de lumină, temperatură, hrană etc.

Cultura masivă este tot intensivă dar volumul algal obținut este în general mare.

Cultura sincronizată are la bază succesiunea ciclurilor vitale ale algelor dintr-o populație heterogenă. Se folosesc în astfel de culturi algele ce se înmulțesc asexuat. Sincronizarea poate fi *totală* cînd toate celulele culturii se află în același stadiu evolutiv, *parțială* cînd numai un anumit procent din cultură parcurge simultan cu alte forme stadiile de dezvoltare și *în grupă* cînd anumite grupe succed una alteia în dezvoltarea stadială.

Aproape toate algele pot fi cultivate. Mai frecvent se realizează culturi de *Scenedesmus acutus*, pentru studii în laborator și creștere sincroni-

zată ; *Oscillatoria* și *Spirogyra* dintre algele filamentoase în același scop. În culturi intensive este folosită *Spirulina* dintre formele de apă dulce și *Cystoseira barbata* dintre macrofitele marine. În Japonia se cultivă încă din secolul XVII *Porphyra* pentru nevoi alimentare iar în prezent în R. P. Chineză genul *Laminaria* și în U.R.S.S., *Ahnfeltia* pentru extragerea de agar-agar.

Algele cultivate sînt utilizate în alimentație, industria farmaceutică și cosmetică, ca sursă de furaje și îngrășăminte în agricultură. Cultura intensivă are încă o extindere mică și de cele mai multe ori se efectuează în bazine special construite (tancuri) și numai foarte rar în spații marine delimitate în zona litorală.

b. *Zoocultura acvatică* este o îndeletnicire cu tradiție mai ales în ceea ce privește cultura peștilor dulcicoli. Acest domeniu a obținut cele mai importante succese atît pe plan științific cît și economic. Principalele ramuri ale zooculturii sînt : *ostreicultura, carcinicultura* și *piscicultura.* Primele două ramuri fiind adesea denumite cu termenul de *cultura filtratorilor* se practică mai ales în spații marine și este o îndeletnicire de mare randament și viitor. Dintre moluște se cultivă unele genuri comestibile cum sînt midia și stridia și dintre acestea genurile *Ostraea* și *Crassostrea* au o pondere mai mare. Sînt utilizate în alimentație fie în stare proaspătă, fie sub formă de conserve. Zona litorală a Floridei are vaste cîmpuri de cultură. Dintre crustaceii cei mai mult cultivați sînt langustele și crevetii. Randamentul în cultura acestora a crescut mult astfel că, pe un hectar suprafață se obțin producții de pînă la 15 tone anual.

Piscicultura domeniu pînă nu demult exclusiv al sectorului continental al apelor s-a extins și în apele marine iar experimental se fac eforturi de a se continua extinderea și perfecționarea în acest sector ce dispune de spații și rezerve nelimitate de apă. Principalele ramuri ale pisciculturii au rămas însă și în prezent tot *salmonicultura, ciprinicultura* și *sturionicultura*. Genurile și speciile cultivate au crescut și continuă să crească, însă cele din mediul marin continuă să fie și astăzi utilizate numai experimental.

Salmonicultura se ocupă cu creșterea speciilor din familia *Salmonidae* între care pe prim plan se situează păstrăvul de munte *(Salmo trutta fario),* fîntînelul și lostrița dintre cei continentali și somonul din Atlantic și din Pacific pentru cei marini. Atît salmonidele dulcicole cît și cele marine depun ponta în apele repezi de munte aproape de izvoare. De acest fapt se ține seama și în creșterea lor intensivă. Gestația și creșterea puietului pînă la o anumită vîrstă se face în condiții apropiate de cele naturale. Încercările de creștere în apele marine a salmonidelor au dat rezultate satisfăcătoare astfel că, în viitor ne putem aștepta la extinderea acesteia.

Cultura peștilor din familia *Cyprinidae* este probabil cea mai veche formă de acvacultură. Experiența umană și experiența de la noi în acest domeniu este vastă și detaliată iar rezultatele satisfac exigențele economice. Speciile și rasele de ciprinide se reproduc atît natural cît și artificial în condiții de captivitate iar cerințele față de condițiile tehnice de amenajare sînt mai puțin costisitoare putîndu-se cultiva chiar în orezării. Specia principală cultivată este crapul *(Cyprinus carpio)* cu numeroasele sale rase, cît și o serie de alte specii.

Sturionicultura sau cultura peștilor din familia *Acipenseridae* este încă în mare măsură în stadiu experimental deși rezultate remarcabile s-au obținut atît la noi cît și în U.R.S.S. și Japonia. Principalul inconvenient îl constituie instalațiile costisitoare pentru creșterea puietului și faptul că genitorii se obțin din captură naturală.

5. PERSPECTIVELE ACVACULTURII

Acvacultura va trebui să contribuie în viitor la completarea necesităților de proteine ale populației umane în creștere. În sectorul apelor continentale extinderea este îngreunată de limitarea surselor de apă și a terenurilor disponibile pentru a fi utilizate pentru construcția heleșteielor. Cu toate acestea, în țara noastră marile rezerve de ape și terenuri amenajabile din lunca și Delta Dunării ca și numeroasele lacuri de baraj care iau naștere permit încă o extindere considerabilă a salmoniculturii și ciprinicultur ii intensive. Domeniul de cea mai mare perspectivă este la ora actuală sectorul litoral al mărilor și oceanelor lumii. Acest sector care acoperă o suprafață de peste 22 milioane km^2 oferă un spațiu imens pentru cultivarea algelor și a peștilor de origine marină și chiar a peștilor din apele continentale. Experimental se fac progrese importante în această direcție pe plan mondial și la noi, iar rezultatele sînt promițătoare. Principala direcție de dezvoltare a acvaculturii moderne este diversificarea culturilor cu randament crescut.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Antipa, Gr. *Die biologischen Grundlagen und der Mechanismus der Fischproduktion in den Gewässern der unteren Donau.* Bul. Secț. Sci. Acad. Rom., XI, 1—2, 1928.

Antonescu, C. S. *Biologia apelor.* Ediția II-a, Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1967.

Bîrcă, Gh., Nicolau, C. *Amenajarea integrală piscicolă a apelor interioare.* Ed. Ceres, București, 1975.

Bîrcă, Gh., Rosenthal, C. *Piscicultură, apicultură, sericicultură.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1968.

Malița, M., Băcescu, M. *Viitorul mărilor și oceanelor.* Ed. Academiei R.S.R., București, 1980.

Pora, A. E., Oros, I. *Limnologie și oceanologie,* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1974.

Nicolau, A., Brezeanu, M., Bușniță, A. *Reproducerea artificială și dezvoltarea la pești.* Ed. Academiei R.S.R., București, 1973.

Pèterfi, Șt., Ionescu, Al. și colab. *Tratat de algologie.* Ed. Academiei R.S.R., București, 1976.

XX. REPRODUCEREA LA PLANTE ȘI UNELE ASPECTE ALE STRUCTURII GAMEȚILOR

După cum se știe sistemele biologice au capacitatea de autoconservare, autoreproducere, autoreglare și autodezvoltare. Prin sistem se înțelege un ansamblu de elemente interdependente în interacțiune, care coexistă într-un întreg.

Organismul, individul pluricelular, este considerat ca un sistem complex, alcătuit din subsisteme aflate în interdependență și interacțiune. Trebuie precizat faptul că, autoconservarea, legea supremă a vieții, se realizează prin autoreînoirea continuă a structurii. Acest mod de autoconservare se poate realiza atît ontogenetic cît și filogenetic. Autoreînoirea presupune autocopierea vechii structuri care servește ca matriță unui program înregistrat în aceste structuri, pentru noua structură aproape identică. Acest proces este posibil datorită unui aparat genetic care conține în forma codificată informația structurii specifică sistemului, aparat care orientează sinteza structurilor moleculare.

Materia vie nu s-ar putea conserva dacă indivizii nu s-ar autoreproduce, nu ar da naștere la indivizi noi, identici cu ei.

Autoreproducerea presupune formarea dintr-o celulă, a două celule identice, iar fiecare din ele, prin diviziuni repetate, generează în final, un nou organism în cazul plantelor pluricelulare, două sau mai multe, în cazul plantelor unicelulare.

La unele plante, noul individ se formează dintr-o singură celulă, numită *zigot*, rezultată din contopirea a doi gameți de sex opus. La alte plante, individul nou se diferențiază dintr-o celulă sau un grup de celule fără să fi avut loc o contopire prealabilă între ele.

Noțiunile de reproducere și înmulțire

În literatura botanică, noțiunile de reproducere și înmulțire sînt utilizate cu sensuri diferite. Unii autori înțeleg prin reproducere sporirea numărului de indivizi în urma unui proces sexual care are la bază fecundația, iar prin înmulțire sporirea numărului de indivizi numai pe cale asexuată. Alții folosesc aleatoriu cînd un termen, cînd celălalt.

Reproducerea sau autoreproducerea reprezintă un mijloc de realizare a autoconservării vieții. Ea presupune reduplicarea materialului genetic în meioză, cu schimb internucleotidic, sau în mitoză și transmiterea acestuia cu exactitate unuia sau mai multor indivizi ai aceleiași specii. Vorbim de reproducere sexuată atunci cînd, în meioză are loc un schimb internucleotidic și recombinare genetică și de reproducere asexuată, cînd aceasta se desfășoară în lipsa procesului de recombinare genetică.

Prin noțiunea de înmulțire se înțelege sporirea numărului de indivizi.

De cele mai multe ori reproducerea presupune înmulțirea deoarece se finalizează cu sporirea numărului de indivizi ai unei specii. Din această interpretare reiese că, înmulțirea este o consecință a reproducerii, fenomen general, caracteristic materiei vii.

La organismele primitive, simple, individul unicelular, se reproduce asexuat, prin diviziune directă : celula mamă își restructurează conținutul în cel ale celulelor fiice. Aceasta înseamnă, transformarea unei structuri vechi într-o structură nouă ; evoluția se continuă de la nivelul atins de celula mamă și de fiecare dată lucrurile se petrec în mod asemănător.

Cînd gradul de complexitate al organismului a crescut, a apărut reproducerea sexuată. Apariția acesteia a reprezentat un salt calitativ deoarece ea a depășit structura inițială a organismelor.

Apariția reproducerii sexuate presupune diferențierea unor elemente specializate, a gameților masculini și feminini ; aceștia dau naștere la zigot, celulă în care sînt codificate atît caracterele strămoșilor cît și cele ale urmașilor unei specii.

Reproducerea plantelor se realizează deci pe cale *asexuată* și *sexuată*. Avînd în vedere că, cele două căi de sporire a numărului de indivizi au aceiași finalitate, autoconservarea speciilor, pentru mai multă veridicitate și în conformitate cu particularitățile sistemelor biologice, ne asociem părerii altor specialiști (I. I. Băra și G. Ghiorghiță, 1980 ș.a.), care propun utilizarea unui singur termen, cel de *reproducere* cu specificația *asexuată* și *sexuată*, în funcție de tipul de germeni prin care acestea se realizează.

Tipuri de germeni. Prin germene se înțelege o celulă (germene unicelular) sau un grup de celule (germene pluricelular) care reprezintă stadiul inițial de dezvoltare al unui individ. Se cunosc germeni asexuați strict specializați, cum sînt *sporii* și germeni nespecializați cum sînt : *bulbii*, *rizomii* etc. Germenii asexuați specializați și nespecializați se numesc *secedenți*. Ei se desprind de pe corpul individului mamă spre a da naștere la noi indivizi. Există o a doua categorie de germeni care nu se desprind de pe individul mamă ; aceștia se numesc *insecedenți* (ex. zigotul).

Germenii secedenți sînt asexuați deoarece se formează fără să aibă loc în prealabil un proces sexual (de fecundație).

În afară de spori, tot germeni asexuați sînt și gameții partenogenetici și efebogenetici. Aceștia sînt de fapt celule diferențiate din punct de vedere sexual dar care nu sînt capabile să îndeplinească o funcție sexuală. Gameții partenogenetici sînt celule sexuale feminine iar cei efebogenetici, masculine, care se dezvoltă fără fecundație. Germenii asexuați unicelulari mai pot fi clasificați avînd în vedere mărimea și forma lor, în *micro-* și *macrospori*. Microsporii sînt germeni asexuați masculini (ex. granula de polen nou formată), iar macrosporii, germeni asexuați feminini (ex. sacul embrionar tînăr). Ei se formează în *micro-* respectiv *macrospo-range* în urma unui proces meiotic.

Germenii insecedenți sînt sexuați, deoarece se formează în urma unui proces de fecundație, care presupune un transfer cromozomic și recombinație genetică. Se consideră germeni sexuați atît zigoții care iau naștere direct în urma unui proces de fecundație cît și embrionii ori plantulele care sînt socotiți ca zigoți transformați. Trebuie menționat faptul că, germenii sexuați au un rol deosebit de mare în procesul evoluției și speciației. Fiind rezultați din procese de recombinare genetică ei vor genera plante

cu o plasticitate ecologică sporită, deoarece întrunesc caractere combinate, provenite de la părinți.

Putem acum defini *reproducerea asexuată* ca fiind proprietatea pe care o au plantele de a-și spori numărul de indivizi cu ajutorul germenilor asexuați. Aceștia își încep ciclul de dezvoltare, de obicei în mod independent de la stadiul în care se găseau cînd s-au desprins de pe planta mamă.

Prin *reproducere sexuată* se înțelege proprietatea pe care o au plantele de a-și spori numărul de indivizi cu ajutorul germenilor sexuați. Aceștia, în dezvoltarea lor, repetă aproape în întregime toate modificările și transformările prin care au trecut părinții lor și generațiile care i-au precedat.

Reproducerea asexuată. Avînd în vedere gradul de specializare al germenilor, reproducerea asexuată se realizează pe cale *vegetativă* și *asexuată propriu-zisă*.

Reproducerea vegetativă este o modalitate larg răspîndită de reproducere asexuată în urma căreia se nasc indivizi (clone) care în dezvoltarea lor nu repetă stadiile prin care au trecut părinții și generațiile precedente ; ei își încep existența de la stadiul în care se găseau cînd s-au desprins de pe planta mamă. Prin urmare vîrsta noului individ va fi vîrsta stadială a plantei mamă. Ca atare individul nou format, nu reprezintă un individ în sens biologic, ci o *clonă*. Noul individ se poate forma dintr-un organ vegetativ, dintr-un fragment de organ, dintr-un anumit țesut sau chiar dintr-o singură celulă (prin diviziune, înmugurire etc.).

Capacitatea unor organe sau fragmente de organe ale unei specii de a reface planta în întregime, este cunoscută sub denumirea de *regenerare*, *reîntregire* sau *restituție*. Regenerarea este un fenomen frecvent întîlnit la alge, ciuperci, briofite și cormofite.

Reproducerea vegetativă este cea mai primitivă formă de sporire a numărului de indivizi deoarece se realizează *cu ajutorul germenilor nespecializați*. Se întîlnește la marea majoritate a plantelor realizîndu-se atît pe cale *naturală* cît și *artificial* (în scopuri practice).

Reproducerea asexuată propriu-zisă. Este foarte larg răspîndită în regnul vegetal, începînd cu plantele unicelulare și terminînd cu cele mai evoluate specii vegetale. Germenii cel mai frecvent implicați în reproducerea asexuată propriu-zisă sînt *sporii*.

Sporii, de obicei haploizi, unicelulari, sînt germeni specializați, rezultați în urma diviziunii directe (spori ecvaționali) sau reducționali (meiotospori, meiospori) a nucleului unor celule vegetale haploide sau diploide. Sporii mobili, prevăzuți cu mijloace de locomoție (cili sau flageli) se numesc *zoospori*.

Reproducerea sexuată. Reproducerea sexuată constituie mijlocul principal prin care se realizează continuitatea vieții și autoconservarea ei. Aceasta înseamnă transmiterea de la o generație la alta a unor însușiri structurale care permit continuitatea progresului, a evoluției, precum și dezvoltarea materiei vii.

Subliniem faptul că, reproducerea sexuată a apărut atunci cînd gradul de complexitate al organismelor nu a mai permis reproducerea lor eficientă, prin diviziune. Reproducerea sexuată face posibilă continuarea evoluției de la nivelul atins de generațiile anterioare, determinînd accelerarea progresului biologic.

Zigotul conține înscrisă, codificat, informația genetică parentală ; el reprezintă un canal de transmitere al acesteia de la o generație la alta, asigurînd în acest fel continuitatea genetică în istoria materiei vii ; zigotul reprezintă punctul de plecare al noului organism.

Apariția reproducerii sexuate și perfecționarea ei s-a realizat treptat în procesul evoluției. Ea nu a reprezentat o mutație întîmplătoare ci a constituit o tendință cu caracter de lege (I. D r ă g h i c i, 1972). Utilitatea biologică a procesului sexual explică și generalitatea lui (majoritatea speciilor de plante și de animale se înmulțesc pe această cale). Evident că acest proces influențează mersul selecției în sensul creerii recombinărilor celor mai favorabile în condițiile date și al menținerii populației la un înalt nivel de heterozigoție. Procesul sexual prin aceste funcții ale sale devine un însemnat factor integrator al populației, ca și al speciei (N. B o t n a r i u c, 1974).

Tipuri de reproducere sexuată. În regnul vegetal, ca de altfel în intreaga materie vie, există o mare diversitate de căi prin care se realizează reproducerea sexuată. În afară de factorii genetici intrinseci, condițiile variate de mediu în care se desfășoară ciclul vital al plantelor, au o mare influență asupra reproducerii în general. Experiențele pe alga verde *Protosiphon* sp. au arătat că, atunci cînd alga este cultivată pe argilă umedă, la lumină și introdusă apoi în apă, formează „zoogonidii" care copulează, comportîndu-se ca gameți ; cultivată la întuneric și la 26—27°C, zoogonidiile dau naștere direct la taluri noi, comportîndu-se ca germeni asexuați. Pe de altă parte, în culturi, pe medii nutritive fără azot și în condiții de lumină puternică și aerisire se formează numai gameți. Experiențele de mai sus, demonstrează dificultatea clasificării tipurilor de reproducere în modalități net delimitate. Cu toate acestea au fost elaborate în decursul timpului diferite sisteme de clasificare, fiecare din ele avînd la bază criterii mai mult sau mai puțin obiective.

Prezentăm în cele ce urmează o clasificare provizorie a căilor de reproducere cunoscute la plante, avînd drept criterii, tipurile de germeni implicați și unele considerente de ordin structural și filogenetic.

Reproducerea asexuată. Se realizează prin reproducere asexuată *asporică*, reproducere asexuată *sporică* (propriu-zisă) și reproducerea asexuată pe cale *apomictică.*

Reproducerea asexuată asporică și germenii implicați :

1. reproducerea vegetativă naturală :

- diviziunea celulară ;
- înmugurirea ;
- reproducerea prin fragmente de organe vegetative ;
- reproducerea prin talospori uni- și pluricelulari :

- hormogoane
- ciști (chiști)
- microciști
- gonidii
- macrociști
- aleriospori
- talidii
- scleroți
- rizomorfe
- artrospori
- soredii
- izidii
- propagule
- akinetospori

- reproducerea prin cormospori :
  - hibernacule
  - turioni
  - tuberule
  - tubercule
  - bulbili
  - rizomi
  - bulbi
  - stoloni
  - rădăcini tuberizate
  - frunze
- viviparia

2. reproducerea vegetativă artificială :
   - divizarea tufelor
   - altoirea
   - butășirea propriu-zisă

Reproducerea asexuată sporică și germenii implicați :

- zoospori
- spori :
- tetraspori
- monospori (carpospori, rodospori)
- octospori
- polispori
- mixospori
- conidii (conidiospori)
- picnospori (picnoconidii)
- exoconidii
- ascospori
- bazidiospori
- ecidiospori
- uredospori
- teleutospori
- clamidospori
- briospori
- pteridospori
  - microspori
  - macrospori
- gimnospori
  - microspori
  - macrospori
- angiospori
  - microspori
  - macrospori

Reproducerea asexuată apomictică și căile prin care se realizează :

A. Pseudomixia (pseudoapogamia, somatogamia), copularea a două celule vegetative, nediferențiate sexual :

- *pseudogamia*, dezvoltarea partenogenetică a oosferei sub influența polenizării, a formării și pătrunderii tuburilor polinice în sacul embrionar precum și a fecundării nucleului secundar al sacului embrionar. Urmașii rezultați sînt asemănători cu formele materne ; în cazul contopirii a două nuclee vegetative, nereduse, vorbim de *somatogamie* (unele ciuperci, hibridarea celulară pe medii de cultură ș.a.).

B. *Apomixia* (agamospermie, agamogonie, apogamogonie), embrionul și sămînța se formează fără proces sexual prealabil :

- *partenogeneza*, formarea embrionului din oosfera nefecundată cu meioză în cazul *partenogenezei haploide*, care este neregulată și neereditară sau fără meioză în cazul *partenogenezei diploide ;*
- *p. feminină* (ginogeneză), embrionul cu set matern de cromosomi se formează din oosferă fără fecundație, după polenizare cu polen propriu sau străin ; gametul masculin ajuns în apropierea oosferei degenerează (ex. *Portulaca grandiflora, Oenothera lamarckiana, Datura stramonium, Hordeum vulgare, Triticum aestivum, Citrullus lanatus* ș.a.) ;
- *p. masculină haploidă* (androgeneză), embrionul cu set de cromosomi patern se formează din gametul masculin (nucleul oosferei degenerează (ex. *Nicotiana sylvestris, N. tabacum, Crepis tectorum, Hordeum bulbosum* ș.a.). Plantele sînt de obicei sterile ;

● *p. diploidă,* dezvoltarea embrionului din oosfera nefecundată, neredusă, influențată de acțiunea tubului polinic (ex. specii de *Potentilla, Poa, Rubus, Ranunculus, Rudbekia, Calycanthus, Hypericum perforatum* ș.a.). Plantele sînt fertile ; la alte plante, embrionul se formează fără să fie influențat de polenizare (ex. *Allium odorum, Antennaria alpina, Chondrilla* sp., *Alchemilla* sp. ș.a.) ;

Apogametia (apogamia), formarea embrionului nu din oosferă ci din alte celule ale gametofitului feminin ; cu meioză în cazul *a. haploide* și fără meioză în cazul *a. diploide :*

● *a. haploidă* (a. generativă, haploapogamia), embrionul se formează din sinergide sau antipode (la unele specii de *Orchis* ș.a.) ;

● *a. diploidă* (a. somatică, euapogamia), embrionul se formează din sinergide și antipode cu numărul de cromozomi neredus (ex. *Allium odorum* ș.a.).

Aposporia, dezvoltarea gametofitului nu din spori ci din celule diploide ale sporofitului. La *Athyrium filix-femina* var. *clarissima* gametofitul se formează din celulele diploide ale sporangelui.

● *pseudosporia* (aposporia generativă), sacul embrionar se dezvoltă din celulele somatice ale ovulului, înrudite cu celulele arhesporale ;

● *euaposporia* (aposporie somatică), sacul embrionar se dezvoltă din celule somatice nucelare sau ale integumentelor ;

● *embrionie adventivă,* formarea embrionului din celule diploide situate în afara sacului embrionar.

Embrionie nucelară, formarea embrionului din celule nucelare :

● *e.n. indusă,* influențată de fecundație sau cel puțin de polenizație (ex. *Opuntia* sp., *Citrus* sp., *Colchicum autumnale* ș.a.) ;

● *e.n. autonomă* (neindusă), neinfluențată de fecundație și polenizație (ex. *Xanthoxylon* sp., *Nigritella nigra* ș.a.).

Embrionie integumentală, formarea embrionului din celule ale integumentelor ovulului :

● *e.i. indusă,* influențată de fecundație sau de polenizație (ex. *Potentilla reptans, Euonymus latifolius* ș.a.) ;

● *e.i. autonomă* (neindusă), neinfluențată de fecundație sau polenizație (ex. *Allium odorum* ș.a.).

Reproducerea sexuată (amfimictică, amfimixia).

A. *Amfimixia* (amfigonia), contopirea a doi gameți de sex opus, neînrudiți ;

● *gametogamia* (merogamia), contopirea a doi gameți diferiți ca sex, formați în gametangi. Se realizează prin : *izogamie, anizogamie* și *oogamie ;*

● *gametangiogamia* (gametangia), contopirea a doi gametociști (unele zigomicete și ascomicete) ;

● *hologamia,* contopirea între indivizi adulți (hologameți), se întîlnește la organismele inferioare unicelulare (ex. *Polyphagus* sp.) ;

● *xenogamia,* copulanții aparțin la indivizi diferiți. Procesul fecundației poate să se desfășoare sub forma de : *izogamie, anizogamie, oogamie, gametangiogamie* sau *somatogamie.* Cînd copulează indivizi întregi, vorbim de *x. hologamă* (ex. *Cylindrocystis brebissonii*) ;

B. *Automixia* (autogamia), autofecundație obligatorie între doi gameți înrudiți îndeaproape, aparținînd aceluiași individ la plantele de cultură : grîu, orz, ovăz, tomate, fasole ș.a.) :

● *a. citogamă,* copularea nucleelor unuia și aceluiași individ (la fanerogamele hermafrodite ș.a.) ;

● *a. acitogamă,* copularea nucleelor uneia și aceleiași celule (ex. *Humaria granulata* ș.a.).

Partenogamia, fecundația dintre două celule ale organului sexual femel (ex. *Ascobolus citrinus* ș.a.) :

Pedogamia, copularea gameților (izo- sau anizogameți) formați în aceiași celulă mamă (gametange) ex. *Saccharomyces* sp.

Adelfogamia, copularea între o celulă mamă și o celulă fiică (ex. *Schizosaccharomyces octosporus ;* copularea a doi gameți de sex opus aparținînd la doi indivizi care provin, pe cale vegetativă, de la același părinte (la spermatofite).

Reproducerea asexuată.

Reproducerea asexuată asporică.

Reproducerea vegetativă naturală.

Reproducerea pe cale vegetativă se realizează natural și artificial. Dintre modalitățile de reproducere vegetativă pe cale naturală citățm : *diviziunea celulară, înmugurirea, reproducerea prin fragmente din corpul vegetativ, prin rădăcini tuberizate, tulpini subterane, stoloni, drajoni, muguri hibernali, tuberule și bulbili, lăstari proventivi* ș.a.

Reproducerea vegetativă pe cale artificială se realizează prin : *butășire, marcotaj și altoire.*

Organizarea ultrastructurală a germenilor sexuați. Cunoștințe referitoare la ultrastructura gameților provin de la un număr mic de clorofite și carofite, deoarece cercetările sînt încă în plină desfășurare. Au fost cercetați pînă acum, izo- și anizogameți de la : *Chlamydomonas, Volvox, Hydrodictyon, Bryopsis, Acetabularia, Prasiola, Oedogonium, Sphaeroplea, Bulbochaete, Chara, Nitella.*

Una dintre cele mai studiate alge verzi a fost *Chlamydomonas* (Clasa *Euchlorophyta* ord. *Volvocales*), deoarece poate fi ușor cultivată în condiții de laborator.

Speciile genului *Chlamydomonas* se reproduc sexuat prin : *izogamie, anizogamie* și *oogamie.*

În cazul izogamiei de la *Ch. reinchardii* germenii, respectivi, izogameții sînt similari atît din punct de vedere morfologic cît și la nivel celular și subcelular (Friedmann, 1968, Cavalier-Smith, 1974, 1975). Izogameții acestei alge sînt înconjurați numai de plasmalemă, prin urmare sînt lipsiți de un înveliș polizaharidic, constatare valabilă și pentru alți gameți. În fiecare gamet se află un nucleu situat de obicei în partea anterioară, un cloroplast mare în formă de cupă cu pirenoid, stigmă, vacuole pulsatile, aparat golgi, mitocondrii, RE granulat și agranulat, ribozomi liberi și poliribozomi, vacuole cu metafosfat, corpusculi multiveziculari, corpusculi bazali (blefaroplaști), doi flageli cu o structură tipică.

Mitocondriile sînt adesea alungite și dispuse mai ales spre plasmalemă, între cloroplast și plasmalemă.

În ceea ce privește sistemul de membrane al cloroplastului, acesta este bine dezvoltat și reprezentat prin numeroși tilacoizi, adunați sub formă de fascicule groase, formînd adesea îndoituri și răsuciri. În jurul pirenoidului se observă granule de amidon pirenoidic ; granule de amidon au fost identificate și în stroma cloroplastului.

Ultrastructura izogameților la *Ch. reinhardii* este asemănătoare cu cea a celulei vegetative, organizare determinată de modul de viață asemănător al gameților cu celulele vegetative. Gameții astfel constituiți pot vira ușor spre celule vegetative fără să se mai angajeze într-un proces sexual.

În timpul reproducerii sexuate, celula vegetativă, haploidă pierde flagelii, se rotunjește și se transformă în gametocist. Nucleul se divide endomitotic de 3—4 ori și dă naștere la 4—16 izogameți haploizi. S-a constatat că, gametogeneza este influențată de echilibrul dintre metabolismul energetic și cel al azotului ; carența în azot fiind o cerință esențială pentru gametogeneză (L. G a v r i l ă, 1978).

Izogameții au fost notați cu + cei cu potențe sexuale masculine, și cu — cei cu potențe sexuale feminine. Se consideră că valența sexuală este determinată de concentrația izomerilor *cis* și *trans* ai eterului dimetilcrocetinei (L. G a v r i l ă, 1976).

Modificări morfologice și fiziologice deosebit de importante se petrec înainte de fecundație. Izogameții —, elimină în jur o substanță de atragere a celor+, iar aceștia la rîndul lor, emit o evaginație tubuliformă numită *tub de fecundare*. În timpul fecundației în izogameții +, apare un corpuscul electronodens (corp choanoid) dispus la baza tubului fecundator în formare. Această microstructură reprezintă singura formațiune care deosebește izogameții cu valențe masculine de cei cu valențe feminine. Fiecare din cei doi gameți conține cîte un set simplu de cromozomi, de unde rezultă că zigotul provenit din contopirea celor doi izogameți va fi diploid (2n=16).

F r i e d m a n n, 1968, C a v a l l i e r - S m i t h, 1970, ș.a. au arătat că, în zigotul de la *Chlamydomonas reinhardii*, deși are loc contopirea cloroplastelor celor doi gameți copulanți, lipsește ADN cloroplastic specific izogametului +.

La *Ulva mutabilis* (Ord. *Ulothrichales*) cercetările electronomicroscopice au arătat că, mai degrabă unul din cloroplaste degenerează în zigot, nemaifiind posibilă fuzionarea cu celălalt cloroplast (B r ä t e n, 1971). Observațiile lui *T. B r ä t e n*, au fost susținute de cercetările autoradiografice ale gameților și zigoților. S-a constatat că în decurs de cîteva minute pînă la o oră, după cariogamie, unul din cloroplastele din zigot (de obicei cel +) degenerează treptat.

La alga unicelulară *Acetabularia mediteranea* (Ord. *S i p h o n a l e s*) de forma unei ciuperci cu pălărie, izogameții se diferențiază în gametociștii care constituie pălăria. Izogameții biflagelați, conțin organitele celulare obișnuite. Cloroplastul gameților de culoare verde-deschis conține un sistem intern de membrane bine dezvoltat sub forma mănunchiurilor de tilacoizi. În stroma cloroplastului au fost identificate, granule de amidon, ADN și ARN cloroplastice ș.a. În zigotul rezultat din contopirea celor doi izogameți, nu s-a observat și fuzionarea cloroplastelor (G i s e l a, W e r z, 1969).

La alga filamentoasă, pluricelulară, *Oedogonium cardiacum* (Ord. *Ulothrichales*) se întîlnește o reproducere sexuată prin *oogamie*. O celulă a talului devine gametocist masculin, o alta se transformă în gametocist feminin (oogon) în care se diferențiază 1—2 spermatozoizi, respectiv, oosfera.

Spermatozoidul este oval, gălbui sau palid-verde cu o coroană de flageli la unul din capete. Citoplasma ocupă o parte relativ mică din cavitatea gametului masculin. În citoplasmă se află : nucleul a cărui cromatină este puternic condensată, aparatul golgi și numeroase vezicule golgiene, mitocondrii, ribozomi liberi și poliribozomi, RE în special de tip granulat.

Plastidele gametului masculin sînt mult reduse în comparație cu cele din celulele vegetative ale talului și zoospori ; ele sînt mai mici și au un sistem lamelar slab dezvoltat H o f f m a n, M a n t o n, 1963) reprezen-

tat prin cîte unul, rar cîte doi tilacoizi. În stroma plastidelor s-au identificat granule de amidon ; pirenoizii și stigma lipsesc. Urmărind ontogenia aparatului flagelar de la anterozoizii genurilor *Nitella* (Turner, 1968), *Chara* (Pickett-Heaps, 1968), *Oedogonium* (Coss, Pickett-Heaps, 1974) s-a ajuns la concluzia că, centriolii se formează de novo în celulele spermatogene și devin corpusculi bazali ai flagelilor spermatozoizilor.

La *Oedogonium cardiacum,* centriolii apar sub forma de material electronodens în apropiere de nucleu, de obicei pe latura îndreptată către fostul plan de diviziune. Numărul centriolilor se mărește prin divizarea centriolilor inițiali (20—30 centrioli) ; ei se dispun pe două rînduri paralele în jurul nucleului, aproape de plasmalemă. Capătul flagelar al spermatozoidului, în cursul formării aparatului flagelar, capătă forma de cupolă. Aici se dispun : mitocondriile, RE-granular, dictiozomii și veziculele golgiene.

La *Oe. cardiacum,* cariogamia este inițiată în mai multe puncte de contact, realizate de RE între membranele nucleelor gameților de sex opus. În ceea ce privește reducerea cloroplastelor la gameții și zigoții algelor T. Bräten (1973) constată cîteva etape evolutive : una din etape este prezentată de algele la care cloroplastul (mai adesea din gametul masculin) este eliminat încă de la formarea gameților ; o etapă intermediară observată la *Ulva mutabilis* la care cloroplastul gametului masculin se dezorganizează curînd după fuzionarea gameților în zigot, în fine o a treia etapă, identificată la *Chlamydomonas* sp., pentru care este caracteristică fuzionarea cloroplastelor, cu pierderea ulterioară sau inactivarea ADN din cloroplastul izogametului +.

La *Chara* sp. (Clasa *Charophyceae*), se întîlnește o reproducere prin *oogamie*. Gametociștii masculini și feminini (oogonul) diferențiază spermatozoizi, respectiv, oosfere.

Spermatozoidul spiralat, biflagelat, conține un nucleu alungit, situat în zona mediană a acestuia ; este înconjurat de un strat subțire de citoplasmă în care se află și microtubuli. De capătul distal al nucleului aderă de obicei, 5 cloroplaste. Acestea au un sistem lamelar slab dezvoltat, conțin granule de amidon, ADN plastidial în cantitate mică ș.a.

Corpusculii bazali ai flagelilor sînt asociați cu o serie de mitocondrii și cu un strat de microtubuli care înconjură mitocondriile și le separă de flageli pe o parte și de plasmalemă pe cealaltă parte. În zona mediană a spermatozoidului lipsesc mitocondriile și microtubulii asociați cu ele.

La *Chara corollina* fiecare flagel constă din 9 substructuri periferice și două centrale. În procesul de maturare a spermatozoidului s-a observat o degenerare parțială a capetelor distale de la corpusculii bazali flagelari și dispariția treptată a inelului fibrilar, adiacent cu latura internă a corpusculilor bazali flagelari.

La briofite *(Bryophyta),* reproducerea sexuată se realizează prin *oogamie*. Anterozoizii au forma unui ac răsucit în spirală, terminat la capătul ascuțit cu doi flageli lungi ; la extremitatea mai dezvoltată a anterozoizilor se află nucleul, mitocondriomul, microtubulii, plastidele toate înconjurate de o cantitate redusă de hialoplasmă. În procesul de spermatogeneză ca și în topografia diferitelor elemente structurale există variații legate de taxonii analizați.

La *Polytrichum juniperinum* anterozoidul conține un corp apical, un nucleu alungit cu cromatină condensată, un corpuscul bazal anterior cu

flagelul și un corpuscul bazal posterior lung, cu flagelul său. Ca de obicei corpusculii bazali pornesc din doi centrioli (G e n e v è s, 1968). În citoplasma anterozoidului se află plastide și cîteva mitocondrii care nu participă la formarea corpului apical.

Conform cercetărilor electronomicroscopice, limosfera briofitelor este o plastidă acoperită de un înveliș din mitocondrii care mai tîrziu se divid pentru a forma corpul apical, structură caracteristică anterozoidului multor briofite. În unele cazuri corpul apical se formează din mitocondrii care nu intrau mai înainte în componenta limosferei. Rolul fiziologic al corpului apical de natură mitocondrială este foarte probabil legat de furnizarea energiei flagelilor și corpusculilor bazali. În anterozoidul matur RE este de obicei vezicular iar aparatul Golgi lipsește.

La briofitele cercetate s-a pus în evidență, sub corpusculii bazali așa-numita *structură multistratificată* alcătuită dintr-un complex de microtubuli și elemente fibrilare, dispuse într-o succesiune de 3 straturi. O asemenea structură, dar mai lată (din 4 straturi) s-a descris (D u c k e t t, B e l l, 1969) și din gameții masculini de la *Equisetum* (*E. hiemale, E. arvense, E. ramossisimum* ș.a.). Spre deosebire de mușchi, la care structura multistratificată apare frecvent la suprafața citoplasmei anterozoidului la *Equisetum* ea se află în profunzimea citoplasmei.

Structura multistratificată și mitocondriile dispuse sub ea ocupă apexul anterozoidului și sînt echivalente cu acrozomul spermatozoidului animal T o u r t e, H u r e l-P y, 1967). În procesul de maturare al anterozoidului la ferigi, nucleul, cu cromatina condensată, înconjurat de citoplasmă se încovoiază, după forma generală a acestuia. În anterozoidul matur plastidele sînt reprezentate prin leucoplaste cu sistem de membrane interne slab dezvoltat, și cu granule de amidon.

După I. T o u r t e, 1972, rolul aparatului cinetic al anterozoidului de la ferigi, nu se limitează la mobilitatea acestuia în mediul extern. Aparatul cinetic permite pătrunderea anterozoidului în citoplasma oosferei producînd mai întîi ruperea membranei acesteia, apoi mișcările în spirală ușurează pătrunderea în profunzimea citoplasmei oosferei.

În privința gimnospermelor recente, se cunoaște că anterozoizii sînt caracteristici numai pentru cicadee și ginkcoale. Toate celelalte gimnosperme ca și angiospermele sînt caracterizate prin *spermatii*, adică prin gameți lipsiți de flageli și prin urmare de structură multistratificată. Cei mai mari anterozoizi de la gimnosperme au fost identificați la *Zamia integrifolia (Cycadales)*; diametrul anterozoidului, de formă ovală, este de 180 μm în medie, iar lungimea de 280—300 μm. Cît privește nucleul, acesta ocupă aproape tot volumul celulei. În citoplasmă sînt cantonate și alte organite celulare ca : leucoplaste, mitocondrii, RE alcătuit predominant din tubuli întrețesuți. Flagelii sînt în număr mare (10—12 mii). Ca și în cazul gameților de la briofite și pteridofite și la *Zamia integrifolia* se află structura multistratificată alcătuită din 4 straturi în grosime totală de 100—110 μm. După părerea lui N o r s t o g, 1967, structura multistratificată poate servi drept criteriu în filogenia plantelor.

La *Biota orientalis (Cupressaceae)* spermatiile de circa 50 μm conțin un nucleu de 30—35 μm în diametru și sînt delimitate de o membrană plasmatică. Cercetările electronomicroscopice au pus în evidență, în jurul nucleului 3 zone concentrice de citoplasmă : cea mai internă zonă citoplasmatică conține mitocondrii cu criste dense, plastide, vacuole și ribozomi ; în zona citoplasmatică mediană se află numai membrane RE, dis-

puse paralel cu suprafața nucleului iar în citoplasma periferică sînt dispuse vezicule Golgi și fragmente lățite de RE. O structură asemănătoare s-a observat și la *Calocedrus decurens* și *Chamaecyparis lawsoniana (Cupressaceae).*

În procesul de fecundație spermatia pătrunde în citoplasma oosferei ; plasmalema ei dispare, dar numai zona periferică a citoplasmei spermatiei lipsită în general de organite se amestecă cu citoplasma oosferei. Zona de bază a citoplasmei care conține organitele rămîne intactă în jurul nucleului. Nucleele spermatiei și oosferei se găsesc în contact strîns în centrul arhegonului și rămîn acolo timp îndelungat, înconjurîndu-se treptat de citoplasma spermatiei. S-a constatat că, citoplasma proembrionului se formează mai ales din acest strat. Aceste fapte au fost semnalate și la *Juniperus communis* ș.a.

Lipsa aproape totală a plastidelor din citoplasma oosferei, și a celulelor embrionare este caracteristică pentru *Abietinae* și *Cupressinae.*

În spermatiile de la *Pinus sylvestris* și în celula generativă a granulului de polen s-au pus în evidență plastide verzi. După datele lui H. C a m e f o r t, 1966, la *Pinus nigra,* plastidele spermatiei se dezorganizează în zigot iar la *Larix decidua,* plastidomul embrionului se formează din plastidele plantei paterne. Pe de altă parte, plastidele oosferei, puternic deformate, nu pătrund în neocitoplasmă.

Structura gameților feminini

În cele ce urmează vor fi examinate cîteva tipuri de oosferă de la diferiți reprezentanți ai plantelor inferioare și superioare.

La *Oedogonium cardiacum,* oosfera conține toate organitele celulei vegetative : citoplasmă în care abundă ribozomi liberi, nucleu, RE de tip granulat, un amiloplast cu sistem lamelar slab dezvoltat, cu o mare cantitate de amidon format în stroma și în jurul pirenoidului ; s-au pus în evidență de asemenea globule osmiofile.

O anumită dispoziție simetrică a organitelor a fost descrisă în oosferele mature de la *Zonaria farlowii* și *Dictyota linghamiae.* La aceste alge brune plastidele sînt dispuse în citoplasmă pe două grupe în regiunea centrală a celulei, partea periferică fiind ocupată de vacuole delimitate față de plasmalemă de un strat subțire de citoplasmă în care se observă mitocondrii ș.a. După fecundație plastidele sînt relativ uniform repartizate în întreaga celulă zigotică.

La *Marchantia polymorpha,* oosfera este mare, bogată în citoplasmă în care se găsesc numeroase mitocondrii adesea asociate cu plastide. S-au mai identificat RE bine dezvoltat, mai ales la periferia oosferei, aparat golgi și vezicule golgiene izolate, picături de lipide și leucoplaste. Acestea din urmă sînt de formă variată : rotunde, sferice, ovale, alungite, cupuliforme. S-a observat că, pe măsura maturării oosferei matricea plastidială devine tot mai densă ; nu s-au observat granule de amidon. În ceea ce privește nucleul oosferei mature, acesta este sferic sau cu contur neregulat în timp ce nucleolul este sferic, dens și dispus în centrul nucleului. În jurul nucleului s-au observat numeroase vacuole mici, pline cu un material membranos ; adesea vacuolele se asociază în grupuri.

O organizare structurală asemănătoare s-a observat și la *Sphaerocarpus donellii* (D i e r s, 1965), cu deosebirea că la această hepatică plastidele conțin amidon în tot cursul maturării oosferei. Prezența amidonului în plastide a fost semnalată și la *Mnium undulatum* (B a r b i e r, 1971).

La toate briofitele cercetate s-a constatat în oosferă acumulări de lipide fie sub forma de picături singulare *(Mnium undulatum)* sau sub forma de aglomerări de picături *(Marchantia polymorpha, Sphaerocarpus donnellii).*

La ferigi *(Selaginella kraussiana)* s-a observat că, oosfera matură prezintă o polaritate evidentă, determinată de poziția nucleului și topografia substanțelor de rezervă. Au mai fost identificate diferite granule de dimensiuni variate, formațiuni pseudocristaline, profile de RE ș.a. În oosfera matură de la *Marsilia vestita* au fost identificate substanțe de rezervă, mitocondrii, plastide (leuco- și amiloplaste), cisterne de origină RE, dictiozomi. Nucleul oosferei este mare, cu contur neregulat și cu cromatina dispersată în nucleoplasmă.

La *Pteridium aquilinum* și *Dryopteris filix-mas,* citoplasma oosferei este densă, bogată în ribozomi, mitocondrii și plastide și slab vacuolizată. În citoplasmă se mai găsesc dictiozomi și numeroase profile ale RE de tip granulat. Plastidele, cu una sau cîteva granule de amidon și mitocondriile se întîlnesc mai frecvent în citoplasma din jurul nucleului. Nucleul oosferei are contur neregulat și formează numeroase evaginații în citoplasmă.

În oosfera de la *Pteridium aquilinum* au fost descrise vezicule electronotransparente, vacuole mici care fuzionează formînd zona de fecundație.

Dintre gimnosperme, s-a cercetat ultrastructura oosferei la mai multe genuri. La *Ginkgo biloba,* oosfera aproape sferică, conține un nucleu care ocupă cam a 5-a parte din cavitatea acesteia. În citoplasmă au mai fost identificate, amiloplaste, adesea înconjurate de RE, incluziuni multiveziculare și corpuri dense, morfologic asemănătoare cu lizozomii din celula animală. În procesul de maturare a oosferei are loc formarea unor structuri cunoscute sub numele de *citosegresomi.* Acestea reprezintă porțiuni de citoplasmă în care se află adesea organite înconjurate de membrane ale RE.

La *Pinus nigra* se formează o oosferă mare cu un nucleu dispus în centrul acesteia. Citoplasma oosferei conține organitele celulare obișnuite. Mitocondriile sînt în număr mare, răspîndite uniform în toată citoplasma. La *Larix decidua* și *Pseudotsuga menziesii, Biota orientalis, Chamaecyparis lawsoniana, Cryptomeria japonica,* în oosfera matură mitocondriile înconjură nucleul formînd un strat de circa 6—7 cm grosime. La *Pseudotsuga menziesii* mitocondriile sînt practic lipsite de criste, matricea mitocondrială este intens electronotransparentă și conține filamente de ADN, sensibile la acțiunea dezoxiribonucleazei ; mitocondriile sînt Feulgen-pozitive.

În citoplasma oosferei de la abietine s-au descris două tipuri de incluziuni : incluziuni mai mici reprezentînd porțiuni de citoplasmă, parțial înconjurate de o membrană simplă și citosegresomi. În oosfera matură s-au identificat plastide, dispuse în special la periferia celulei.

La *Biota orientalis (Cupressaceae),* oosfera este mai mică decît la reprezentanții abietaceelor ; nucleul oosferei este plasat în partea de sus a celulei reproducătoare. În afară de nucleu au mai fost identificate : o vacuolă, mitocondrii aglomerate în jurul nucleului, structuri alcătuite din mitocondrii și leucoplaste dispuse la periferia oosferei. Leucoplastele sînt înguste, foarte lungi și adesea grupate în mănunchiuri.

La *Juniperus communis* s-au pus în evidență formațiuni alcătuite din mitocondrii și leucoplaste, dispuse în jurul masei ribozomilor și microtubulilor. Aceste aglomerări de mitocondrii și leucoplaste au fost interpretate ca fiind centre de înmulțire a organitelor respective (C h e s n o y, 1967). În afară de acestea s-au mai descris mici incluziuni alcătuite din citoplasmă

densă înconjurată de o membrană de tipul tonoplastului. Asemenea structuri au fost descrise și de la *Chamaecyparis lawsoniana, Cryptomeria japonica*. La aceste specii, plastidele sînt leucoplaste cu sistem de membrane interne slab dezvoltat și matrice electronodensă. De obicei, plastidele sînt înconjurate de cisterne ale RE. Alături de aceste asocieri, se mai află plastide izolate care sînt de asemenea înconjurate de RE.

Se poate spune cu certitudine că, oosfera tuturor plantelor cu oogamie, conține spre deosebire de gameții masculini, plastide reprezentate de leucoplaste și amiloplaste lipsite de activitate fotosintetizatoare. De asemenea organizarea ultrastructurală a oosferei apare în multe privințe asemănătoare la unități taxonomice diferite.

În ceea ce privește ultrastructura gameților (spermatii și oosfera) la angiosperme, cercetările au arătat, la *Lilium* că, diviziunea celulei generatoare se produce în tubul polenic. Nucleele spermatiilor din tuburile polenice sînt înconjurate de un strat citoplasmatic destul de subțire, pe laturi și mult mai gros la capetele celulelor. Citoplasma spermatiilor este delimitată de o membrană plasmatică. Între plasmalema, ușor încrețită în porțiunea unde se află nucleele spermatiilor și citoplasma tubului polenic se află un spațiu electronotransparent, în care s-au identificat elemente de membrane sau vezicule. Acest spațiu nu apare întotdeauna clar la microscopul optic, ceea ce a determinat pe citologi, înainte vreme să considere că în jurul spermatiilor nu se află citoplasmă. Subliniem faptul că, ultrastructura spermatiilor nu se deosebește esențial de cea a celulei generative din care se diferențiază. După D a n i l o v a (1977) în procesul de spermiogeneză se schimbă forma nucleului, iar cromatina se condensează. Nucleele spermatiilor din tubul polenic sînt alungite și cu cromatina puternic condensată.

În citoplasma spermatiilor au fost identificate plastide (leucoplaste) spre deosebire de citoplasma celulei generative. Pe secțiuni prin spermatii s-au observat cîte puține mitocondrii, dictiozomi, picături lipidice, mici vacuole, profile RE, ribozomi liberi, microtubuli. Aceștia din urmă au fost citați din spermatiile de la *Beta vulgaris* și *Hordeum sativum*, unde sînt dispuse de-a lungul axului lung al spermatiilor, paralel cu plasmalema. L. H a e f e r t (1909) sugerează că, microtubulii ar fi implicați în mișcarea activă a spermatiilor și în menținerea formei alungit-ovală a lor.

Cît privește oosfera, aceasta prezintă o polaritate evidentă. De regulă nucleul oosferei este plasat în partea sa apicală (spre nucleul secundar); deasupra lui se află o vacuolă mare. Capătul micropilar al oosferei este înconjurat pe jumătate sau 2/3 din lungime, cu un înveliș polizaharidic ca și sinergidele. În partea apicală, citoplasma oosferei este delimitată numai de plasmalemă.

Ultrastructura oosferei din sacul embrionar matur este asemănătoare cu cea a sinergidelor. Citoplasma oosferei și sinergidelor este delimitată în partea apicală de plasmalemă. Între plasmalema oosferei și a sinergidei se află un spațiu electronotransparent variabil ca lățime, care conține un material fibrilar-granular și altfel structurat. Nucleul oosferei înconjurat de un înveliș din două membrane cu numeroși pori, conține în majoritatea cazurilor un singur nucleol. În nucleolul de la *Capsella bursa pastoris* s-au distins o zonă centrală alcătuită dintr-o substanță amorfă cu fibrile și o zonă periferică din granule compacte. Plastidele sînt în principal leucoplaste cu marginile încrețite, cu sistem de lamele slab dezvoltat, cu stroma microgranulară, densă sau puțin densă și cu una sau mai multe granule de amidon (uneori lipsesc). Numărul de plastide din oosferă va-

riază de la o specie la alta. Între cantitatea de amidon din plastide și de lipide există o anumită corelație. O cantitate mare de amidon este corelată cu una mică de lipide *(Zea mays)*.

O corelație inversă a amidonului și lipidelor s-a constatat în oosfera de la *Quercus* sp. ș.a.

Mitocondriile sînt în general de formă sferică sau ovală cu matricea de densitate medie la electroni și criste bine dezvoltate. Dictiozomii sînt rari ; RE este granular și agranular ; cisternele alungite ale RE sînt mai frecvent dispuse în citoplasma periferică a oosferei. În citoplasma oosferei s-au mai descris ribozomi, mai ales liberi. Aparatul vacuolar este reprezentat de cîteva vacuole mari, separate prin cordoane citoplasmatice și vacuole mai mărunte cu conținut electronotransparent sau granular-fibrilar ; s-au identificat și granule lipidice rare.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Andrei, M. *Reproducerea plantelor*. Natura, nr. 2, 1979.

Băra, I. I., Gheorghiță, G. *Din enigmele evoluției*. Edit. Științifică și Enciclopedică, București, 1980.

Băra, I. I. *Implicații ale reproducerii apomictice. Probleme de biologie evoluționistă*. Edit. Academiei R.S.R., București, 1978.

Botnariuc, N. *Biologia generală*. Edit. Didactică și Pedagogică, București, 1979.

Drăghici, I. *Esența vieții*. Edit. Științifică și Enciclopedică, București, 1972.

Gavrilă, L. *Genetica algelor*. Edit. Academiei R.S.R., București, 1978.

Kordium, E. L., Neduha, E. M., Sidorenko, P. G. *Structurno funcționalnaia charakteristika rastitelnoi kletkii v proțesov diferențirovki i dediferențirovki*. Kiev. „Naukova dumka", 1980.

Podubnaia-Arnoldi, V. A. *Titoembriologhia pokrîtosemenîh rastenii*. Moskva, 1976.

XXI. ORIGINEA ȘI EVOLUȚIA PLANTELOR ÎN CONCEPȚIILE MODERNE

Teoria evoluționistă a demonstrat că, între organismele existente pe planeta noastră sînt numeroase legături de înrudire, că organismele actuale s-au format din strămoși mult mai simpli. Multitudinea de forme și trepte de organizare sînt rezultatul evoluției, al adaptării organismelor la diferite condiții de viață.

Teoria sintetică a evoluției pune bazele clasificării filogenetice a organismelor, reconstituind prin aceasta evoluția lumii vii și relațiile de înrudire dintre diferite grupe de organisme. Această teorie are în vedere diversitatea căilor prin care se poate realiza evoluția. În general, progresul biologic se manifestă prin complicarea și specializarea unor structuri sau organe. Sînt numeroase cazuri, în care anumite condiții determină o specializare unilaterală, care duce la dezvoltarea accentuată a unor organe și la atrofierea altora. Se poate ajunge astfel la simplificarea structurii unor organisme (saprofite, parazite, etc.), ceea ce determină o evoluție de specializare, denumită adesea evoluție regresivă sau chiar involuție. Evoluția este însă un proces ireversibil și nerepetabil, este un proces universal, propriu lumii vii, paralel (la mai multe grupe de organisme), creativ, autoreglabil, etc.

În teoria sintetică a evoluției se regăsesc ideile centrale ale darwinismului, referitoare la evoluția prin adaptare și selecție naturală, în deplin acord cu teoria cromozomială a eredității, teoria sistemelor autoreglabile, etc.

În concepțiile actuale, evoluția este rezultatul confruntării sistemelor populaționale cu mediul. În cazul în care populațiile se adaptează la schimbările de mediu, se petrece modificarea frecvenței genelor din fondul lor genetic și ca urmare se produce evoluția. Dacă populațiile nu răspund la aceste modificări ale mediului și fondul lor genetic rămîne neschimbat, ele dispar sau devin fosile vii, caz în care evoluția nu se mai produce. În etapele postdarwiniste procesul evoluției a fost legat tot mai strîns de filogenie. Constatarea că procesele vitale se realizează coerent și pot fi explicate pe baza legăturilor de cauzalitate, privind atît dezvoltarea ontogenetică cît și cea filogenetică a organismelor, a constituit temelia taxonomiei moderne și a biosistematicii.

1. ORIGINEA ȘI DIVERSIFICAREA PRIMELOR ORGANISME

În concordanță cu teoria coacervatelor (alcătuite din protide, nucleoproteine și apă de constituție) referitoare la apariția vieții, se presupune că, din reacția acestora cu mediul în care se găseau (mîlul de pe fundul oceanului primordial) ar fi apărut cel dintîi sistem viu, un sistem deschis, autoreglabil, autostructurant, numit *arhebiont*. Cu timpul, mole-

culele periferice ale acestui sistem s-au organizat într-o membrană plasmatică, cu permeabilitate selectivă, iar cele interne s-au structurat în glomerule, fibrile, vezicule, tubuli etc. Astfel, arhebiontele au devenit organisme gimnoplaste, cu mișcări ameboidale și nutriție prin absorbție și ingestie. Membrana plasmatică avea rolul de a menține integritatea individului și de a-i regla schimbul cu mediul extern, iar structura internă, care devenea tot mai complexă avea rolul de a spori suprafața catalitică de reacție. Sistemul de nutriție al primelor organisme era heterotrof și prin acumularea de noi molecule, acestea creșteau în volum, ajungînd cu timpul să se dividă și astfel a apărut prima formă de înmulțire. Treptat, a apărut și însușirea de reacție la diferiți factori ai mediului (lumină, temperatură etc.), iar la un moment dat peretele celular a devenit rigid, a dus la apariția flagelilor și cililor cu rol în mișcare și explorare a mediului. Nucleoproteidele cu greutate moleculară mai mare, din structura organismelor primitive, erau localizate central și îndeplineau controlul genetic al replicației ADN, în timp ce constituenții ceilalți aveau rol de nutriție și relație. Astfel, putem vorbi de apariția primelor organisme *procariote*, lipsite de un nucleu individualizat, de tipul *bacteriilor*.

Într-o etapă ulterioară s-a conturat și individualizat *nucleul*, separîndu-se de citoplasmă printr-o membrană proprie. Prin această diferențiere și o serie de alte procese complexe au apărut organismele *eucariote*. Sistemul heterotrof de nutriție (prin ingestie) a sporit randamentul asimilației, ducînd la creșterea în volum a celulei, la formarea unor vacuole digestive și excretoare, pe seama cărora au apărut lizozomii, dictiozomii etc. Tot pe seama modului de nutriție, a unor substanțe specifice și a chimiotactismului se presupune că ar fi apărut procesul *reproducerii sexuate* (facultativ la bacterii și unele protofite). Apariția sexualității a permis transferul curent de gene adaptative în cadrul populațiilor și o mai mare stabilitate a speciilor sexuate. În lupta pentru existență, organismele primitive care au reușit să sintetizeze cromoproteide, între care și pigmenți asimilatori, au trecut la *fotosinteză* (devenind *autotrofe*) în timp ce alte heterotrofe au devenit parazite. Foarte de timpuriu a apărut și fenomenul de simbioză între autotrofe și heterotrofe (licheni și alte organisme). Din mezozomii de tip bacterian s-au individualizat cloroplastele și mitocondriile, cu rol în fotosinteză și respirație. Apariția și extinderea fenomenului de fotosinteză a dus la formarea atmosferei și trecerea de la respirația anaerobă la cea aerobă.

Prin procesul de diviziune s-a ajuns la apariția cenobiilor, mai tîrziu a organismelor pluricelulare, cu organe și funcții diferențiate, complicîndu-se tot mai mult de-a lungul timpului. Diferențierea organismelor a fost deci cuplată cu procesul de *integrare* a celulelor în țesut, a țesuturilor în organe, etc.

Evoluția lumii vii s-a desfășurat de la forme acvatice la forme terestre. Ritmul evoluției de-a lungul perioadelor geologice nu a fost același. S-a constatat o creștere tot mai mare a ritmului evolutiv pe măsura apropierii de Cuaternar. Ritmul evoluției este diferit atît în funcție de nivelul de integrare, cît și de grupele de organisme (S i m p s o n, 1944).

Urmărind viteza de evoluție după nivelul de integrare, se constată creșterea acesteia de la nivelul molecular la cel al organismului. Nivelul molecular al materiei vii a suferit schimbări de amploare mai mică în ultimele două miliarde de ani, în timp ce nivelul organelor și al organismelor au suferit schimbări esențiale. Trecerea de la forme unicelulare la pluricelulare s-a făcut mai lent decît diversificarea cormofitelor.

Apariția speciilor, a taxonilor de rang diferit se explică prin caracterul divergent al evoluției. Procesele care duc la formarea taxonilor de rang superior sînt procese *macroevolutive ;* cele care formează taxonii inferiori sînt procese *microevolutive*. Mecanismele de formare a taxonilor sînt aceleași atît în microevoluție cît și în macroevoluție.

Între cauzele mai importante care declanșează fenomenul de speciație sînt pe de o parte *mutațiile* și *recombinarea* care modifică genotipul și dirijează variația fenotipului și *selecția* și *izolarea* pe de altă parte, care intervin asupra variației, adaptării, diferențierii etc.

În cadrul procesului macroevolutiv există în principal trei faze de obicei succesive dar care se pot și întrepătrunde : *arogeneza, cladogeneza* și *stasigeneza*. Prima se caracterizează prin apariția de noi tipuri de construcție, superioare celor anterioare ; cea de-a doua este de diferențiere și modificare a unor tipuri de bază apărute în arogeneză iar cea de-a treia este faza de stabilitate relativă, în care se mențin structurile dobîndite anterior.

Între adaptările aromorfice menționăm : apariția clorofilei la cianofite, diferențierea sistemului de membrane, trecerea de la plantele unicelulare la cele pluricelulare, apariția țesuturilor, formarea fructului etc.

În cladogeneză se remarcă apariția unui mare număr de taxoni în cadrul fiecărui grup, o adaptare și specializare strictă a unor organisme etc. În stasigeneză se reduce numărul de forme apărute în faza anterioară, unele putînd suferi procesul de extincție dar reducîndu-se posibilitățile de adaptare etc.

2. PROBLEME GENERALE PRIVIND EVOLUȚIA ORGANISMELOR VEGETALE EUCARIOTE

Nivelul actual al științei și tehnicii a impus revoluționarea procesului de gîndire și în domeniul sistematicii și filogeniei organismelor. Studierea acestora la nivel celular și molecular, aprofundarea continuă a cercetărilor citogenetice și biochimice au determinat reconsiderarea clasificării lumii vii. Împărțirea lumii în plante și animale este considerată de către mulți oameni de știință, ca depășită. O serie de lucrări recente (A d e l b e r g — 1970, H u t c h i n s o n — 1967, P. W e i s z — 1971, R. W h i t t a k e r — 1969, ș.a.), propun împărțirea organismelor în trei, patru sau cinci regnuri (monere, protiste, fungi, plante, animale). Încercările sînt numeroase și adesea controversate.

În conformitate cu datele filogenetice actuale și cu sistemele noi de clasificare lumea plantelor este împărțită în 15, 17 sau chiar mai multe încrengături.

În sistemele filogenetice mai noi, plantele sînt clasificate în cinci subregnuri, incluzînd și organismele procariote. Astfel, subregnul *Procaryobionta* cuprinde încrengăturile : *Bacteriophyta (Bacteria)* și *Cyanophyta (Cyanobacteria) ;* subregnul *Phycobionta* include încrengăturile : *Cryptophyta, Dinophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Bacillariophyta, Phaeophyta, Euglenophyta, Chlorophyta* și *Rhodophyta ; Mycobionta* include : *Mycophyta* și *Lichenophyta ; Bryobionta — Bryophyta ; Cormobionta — Pteridophyta, Pinophyta* și *Magnoliophyta.*

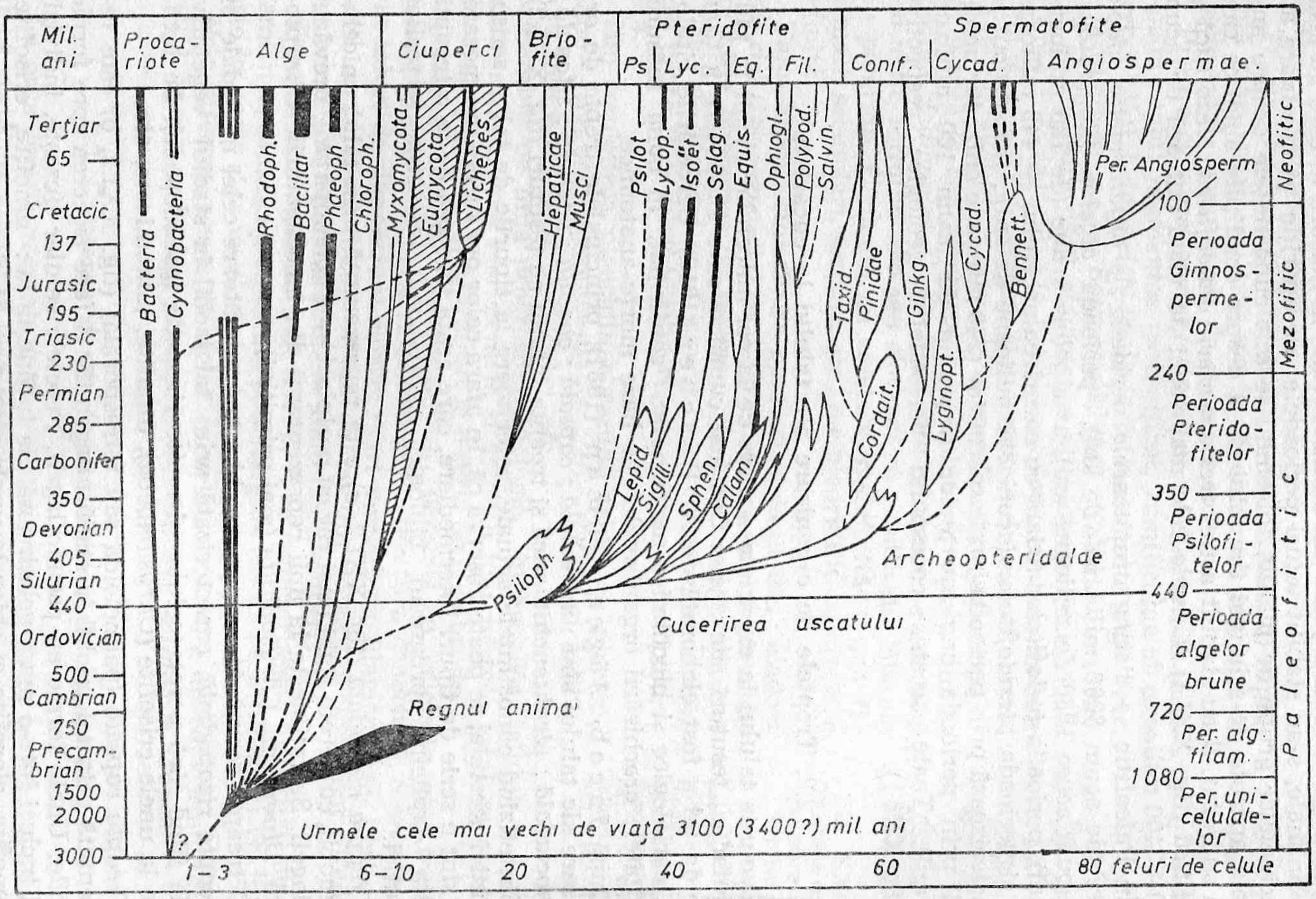


Fig. XXI.1. Apariția în timp a principalelor grupe de organisme vegetale (d. J a c o b ș.a., 1981).

2.1. Apariția în timp a principalelor grupe de organisme vegetale

Deși organismele vegetale nu au lăsat fosile în măsura în care au lăsat cele animale, s-au stabilit totuși perioadele de apariție și dominare ale principalelor grupe de plante, folosindu-se atît cunoștințele despre animalele apărute de-a lungul timpului cît și despre condițiile abiotice care s-au succedat. S-au stabilit astfel trei ere mari : *Paleofitică*, *Mezofitică* și *Neofitică* (fig. XXI.1). Urmele cele mai vechi de viață datează de acum 3100—3400 milioane de ani.

În Paleofitic se disting următoarele perioade : a *organismelor unicelulare* (de acum 3000 milioane de ani), perioada *algelor filamentoase* (începută acum 1080 de milioane ani), a *algelor brune* (de 720 milioane de ani), perioada *psilofitelor* (odată cu cucerirea uscatului — 440 milioane ani) și perioada *pteridofitelor* (acum 350 milioane de ani) ; mezofiticul se caracterizează prin perioada *gimnospermelor* (240 milioane ani) ; iar neofiticul prin perioada *angiospermelor* (începînd de acum 100 milioane de ani). Toate acestea corespund perioadelor geologice respective (v. fig. XXI.1).

2.2. Treptele de organizare ale talului la eucariote

Evoluția talului la eucariote a mers de la cel unicelular mobil la pluricelular cu țesuturi adevărate. Cea mai cuprinzătoare clasificare a tipurilor de tal a fost elaborată de A. P a s c h e r (1913). Cercetările citologice, cariologice și biochimice moderne au confirmat, în bună măsură, rezultatele erarhizării organismelor pe baze morfo-anatomice.

După J a c o b, J ä g e r, O h m a n (1981), principalele trepte de organizare ale talului sînt : *monadală ; capsală ; coccală ; trichală ; sifonală ; sifonocladală ; plechtenchimatică* și treapta talului cu țesuturi (fig. XXI.2).

Sintetizînd cunoștințele actuale, referitoare la tipurile de tal și sensul evoluției acestuia, se poate observa că, în afara celor opt trepte enumerate, mai sînt o serie de tipuri intermediare, care arată trecerea de la o treaptă la alta explicînd progresul biologic, realizat sub influența factorilor evoluției.

Treapta monadală (fig. XXI.2, *a*) este reprezentată prin talul unicelular, mobil, cu perete rigid (mai rar cu periplast — *Euglenophyta*), prevăzut cu flageli. Se întîlnește la unii reprezentanți din încrengăturile *Chryptophyta, Dinophyta, Chrysophyta* (mai primitivi).

O treaptă asemănătoare, poate chiar premergătoare celei monadale ar fi *treapta rizopodială*, caracterizată prin tal mobil în stadiul vegetativ, celula fiind fără perete celular și emite rizopode (pseudopode). Se întîlnește la unele crisofite *(Chrysamoeba)*, dinofite, mixomicete, etc.

Treapta capsală (palmeloidă sau tetrasporală) (fig. XXI.2, *b*) este reprezentată prin tal imobil în stadiul vegetativ și face trecerea spre forme imobile. Unele forme au pseudoflageli. Peretele celular lipsește, indivizii fiind incluși într-o masă gelatinoasă. Se întîlnește la : dinofite, crisofite, euglenofite, clorofite și chiar la unele alge roșii și ciuperci.

Treapta coccală (fig. XXI.2, *c*) reprezintă tipul unicelular imobil care, în general nu se multiplică vegetativ, dar se transformă fie în gametocist, fie în sporocist. Sporii și gameții pot fi flagelați sau aflagelați. Sporii for-

mați în celulă (sporocist) au însușirile celulei vegetative. Simplitatea celulelor ale acestui tip de tal este interpretată ca secundară. Se întîlnesc forme solitare sau agregate din număr stabil de celule, cu forme caracteristice (*Scenedesmus, Pediastrum,* etc.).

Treapta trichală (filamentoasă — fig. XXI.2, *d*) reprezintă etapa pluricelulară, foarte diversificată întîlnită la algele verzi, brune, roșii, la ciuperci etc.

Printre cele mai comune tipuri de tal filamentos menționăm : talul *filamentos neramificat, ramificat,* din care derivă talul *heterotrich* (întîlnit la mai multe alge verzi și la unele brune — *Ectocarpus,* etc.). Talul heterotrich este alcătuit din părți plagiotrope și ortotrope (ramificate și simple — reduse). Ele pot fi complete, cînd au ambele părți (sisteme) diferențiate și incomplete. În cadrul acestui tip de tal, evoluția a mers de la ramificația plagiotropă — dominantă la cea ortotropă — dominantă, care a dus la apariția *cladomului.* Unele filamente ortotrope se dezvoltă mai mult, formînd axe sau *cladomi* cu ramificații laterale sau *pleuridii.* Cladomii au creștere nedefinită și pot fi : primari, secundari, terțiari, etc., iar pleuridiile au creștere definită.

Talul algelor superioare poate fi alcătuit din : *cladom uniaxial (Draparnaldia)* cu pleuridii libere sau cu pleuridii împletite (formează un manșon în jurul axei) ; *cladom multiaxial* (fascicul de filamente cu creștere sincronă), care poate fi cu pleuridii libere sau cu un *cortex pleuridian.*

Din împletirea pleuridiilor rezultă taluri cu plectenchime — *treapta plectenchimatică* — (fig. XXI.2, *g*), întîlnită la alge verzi, roșii, la ciuperci, etc.

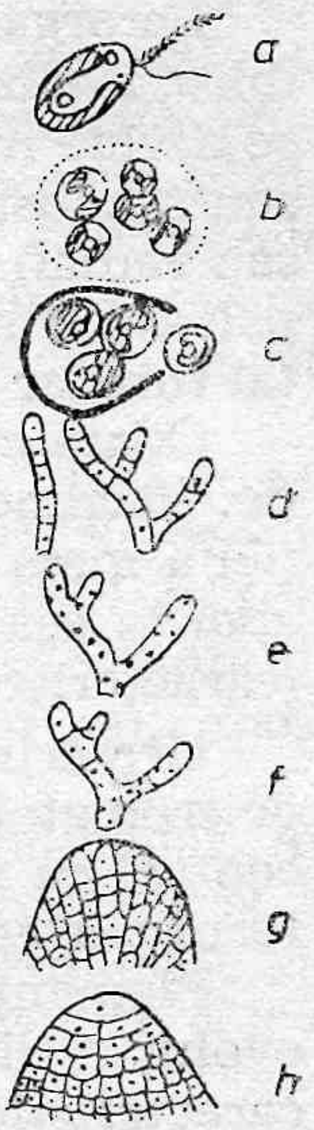


Fig. XXI.2. Treptele de organizare ale talului :
a — monadală; *b* — capsală; *c* — coccală; *d* — trichală; *e* — sifonală; *f* — sifonocladală; *g* — plechtenchimatică; *h* — treapta talului cu țesuturi (d. Jacob ș.a. 1981).

Mergînd pe linia progresului biologic, în evoluția talului a apărut celula inițială, apoi meristemele și astfel a luat naștere talul cu *țesuturi adevărate* (fig. XXI.2, *h*) întîlnit la o serie de alge brune.

O altă treaptă în evoluția talului paralelă cu celelalte este *treapta sifonală* (fig. XXI.2, *e*) caracterizată prin structura cenocitică, reprezentată prin taluri de dimensiuni relativ mari veziculare, filamentoase, lipsite de pereți despărțitori. Unele tipuri de tal din această treaptă pot diferenția cladomi. Se întîlnesc la unele xantoficee, ciuperci etc.

Treapta sifonocladală (fig. XXI.2, *f*) se caracterizează prin tipul de tal filamentos, ramificat, cu celule polienergide (cu mai mulți nuclei). Se întîlnește la unele alge verzi și ciuperci.

Prin diferențierea unor tipuri superioare de tal a apărut cormul, diferențiat în cele trei părți principale — rădăcină, tulpină și frunză.

2.3. Creșterea și ramificația în evoluția plantelor

La organismele vegetale mai primitive, începînd cu treapta trichală, putem vorbi de o creștere caracteristică denumită adeseori *atelomică.* Această creștere poate să fie intercalară egală *(Spirogyra)* ; intercalară inegală *(Ectocarpus)* cînd se divid numai unele dintre celulele vegetative ale talului și trichotalică întîlnită la unele alge brune *(Cutleria)* etc.

La organismele mai evoluate se întîlnește creșterea terminală — telomică, realizată pe baza celulei terminale *(Dictyota dichotoma)*. Cînd celula se divide numai prin pereți transversali se formează filamente uniseriale sau haplostiche *(Ulotrix)*, iar cînd celula se divide longitudinal (periclinal sau radial) și transversal dă naștere la filamente *polistiche*. Structura polistichă se întîlnește la formele cu țesuturi adevărate dar și la forme cu tal tubular *(Enteromorpha)*, lamelar *(Ulva)* etc.

Odată cu evoluția tipurilor de creștere evoluează și tipul de ramificație. Pornind de la ramificația simplă, *laterală (Cladophora)*, sensul evoluției a mers spre cea *dicotomică* (alge brune, mușchi, ferigi inferioare etc.) apoi la cea *monopodială* (predominantă la gimnosperme) și *simpodială* (caracteristică angiospermelor).

Urmărind evoluția *plastidomului*, se remarcă o erarhizare a tipurilor de cromatofori. Între cele mai primitive tipuri este considerat cromatoforul central cu ramificații parietale. De la acesta, evoluția a mers la cromatoforul parietal de diferite tipuri, apoi la acel lenticular etc.

Pigmenții joacă de asemenea un rol deosebit în explicarea înrudirilor și evoluției diverselor grupe de plante. Pigmentul asimilator — clorofila — caracteristic tuturor organismelor autotrofe, diferă, ca tip, de la un grup de încrengături la altul. Clorofila *a* se întîlnește la toate organismele fotosintetizante dar, pentru algele cu pigmenți bruni și aurii este caracteristică clorofila *c*, pentru algele roșii, clorofila *d*, în timp ce euglenofitele și toate grupele de alge verzi au caracteristică clorofila *b*, la fel cu briofitele, pteridofitele și spermatofitele.

La fel de importante pentru explicarea evoluției, în special la alge, sînt și substanțele de rezervă, vacuomul, numărul, morfologia și dispoziția flagelilor, ciclul de viață, ecologia etc.

3. ORIGINEA ȘI EVOLUȚIA PRINCIPALELOR GRUPE DE PLANTE

Avînd în vedere că problema originii și clasificării organismelor procariote a fost și este mult discutată în literatura de specialitate și pentru că, după unele sisteme, procariotele nu aparțin regnului vegetal, ne vom referi pe scurt numai la grupele de alge eucariote, la ciuperci, licheni, briofite, pteridofite și spermatofite.

3.1. **Originea și evoluția algelor** *(subregnul Phycobionta)*

Între cele mai primitive eucariote sînt considerate algele cu pigmenți bruni și aurii. Trecerea de la procariote la aceste grupe de organisme nu este pe deplin elucidată. Cert este că, unele dintre acestea au o structură intermediară, numită și *mezocariotă* (dinofite). După unele ipoteze, la baza evoluției tuturor grupelor ar fi stat *criptofitele* și *dinofitele*, din care au derivat pe de o parte algele cu pigmenți bruni și aurii, pe de altă parte cele cu pigmenți verzi, pe o altă linie cele cu pigmenți roșii, iar prin pierderea completă a pigmenților și trecerea la saprofitism sau parazitism ar fi apărut ciupercile și chiar protozoarele.

Printre cele mai apropiate alge de criptofite și dinofite sînt *crisofitele*, multe dintre acestea fiind monocelulare (de tip monadal) avînd clorofilă *a*

și *c*, nucleu de tip mezocariot, perete celular pectocelulozic și alte caractere comune. Unele forme pot avea tal rizopodial (ameboid), cocoidal sau capsal. Structură asemănătoare *crisofitelor* întîlnim la *bacilariofite* (diatomee), al căror tal are evoluția limitată din cauza tecii (carapace silicifiată) și la *xantofite*, la care talul poate fi trichal sau sifonal. Caracterele acestor două grupe, care le apropie de crisofite sînt următoarele : prezența gameților heteroconți cu stigmă, a fisodelor, a substanțelor de rezervă ulei ș.a.

Algele brune propriu-zise *(feofitele)*, care au ajuns la un nivel superior de organizare sînt considerate ca ramură evolutivă închisă. Se presupune că au derivat tot din crisofite (cenobiale), cu care se înrudesc prin următoarele : conțin același tip de clorofilă *(a, c)*, au ulei ca substanță de rezervă, sintetizează laminarina (asemănător cu crisolaminarina), zoosporii și gameții masculini sînt heteroconți ș.a.

Euglenofitele sînt un grup primitiv, mai mult sau mai puțin izolat. Au tal monadal, flageli inegali, perete celular necelulozic, clorofila *a* și *b*, produsul de asimilație paramilon (extraplastidial) etc. Se presupune că, derivă din dinofite, iar după tipul de pigmenți indică trecerea spre *clorofite* (formele unicelulare) cu care au numeroase asemănări.

Algele verzi (clorofitele) reprezintă grupul cel mai heterogen, cu mare plasticitate ecologică și deosebită importanță filogenetică. Conțin clorofila *a* și *b*, au produsul de asimilație amidonul (intraplastidial), marea majoritate au stadii monadoide cu flageli izoconți (excepție fac conjugatele sau zigoficeele). În baza mai multor caractere sînt derivate din criptofite. În cadrul acestui grup de alge se întîlnesc aproape toate tipurile de tal, de la cel mai primitiv pînă la talul diferențiat morfologic în rizoid, cauloid și filoid. La unii reprezentanți (coleochete) oogonul este protejat într-un cortex de ramuri sterile ceea ce duce spre apariția arhegonului prezent la grupele mai evoluate. Cele mai evoluate alge verzi sînt *carofitele*, care au talul diferențiat, asemănător cormului.

Algele roșii (rodofitele) se deosebesc de celelalte grupe de alge prin următoarele : lipsa stadiului flagelat, prezența clorofilei *a* și *d*, a ficobilinelor (ficoeritrină și ficocianină) — caracteristice și cianofitelor dintre procariote — au produsul de asimilație amidonul de floridee (intermediar între amidon și glicogen) ; talul variază de la tipul primitiv cenobial la cel cladomial. Originea lor este controversată, se presupune că provin din crisofite sau dintr-un grup ancestral necunoscut.

3.2. **Originea și evoluția ciupercilor și lichenilor** *(Mycobionta)*

Ciupercile sînt considerate organisme foarte vechi, apărute chiar din Precambrian, cu o serie de caractere intermediare între plante și animale. Originea lor este polifiletică, se presupune că au derivat din crisofite, criptofite sau din alte grupe. În cadrul subregnului (încrengăturii) sînt incluse și mixomicetele — organisme cu tal plasmodial, cu stadii rizopodiale și monadale, cu poziție discutabilă în sistemele de clasificare. Ciupercile propriu-zise au talul variat, cu stadii din diferite trepte de organizare : tal de tip rizopodial (gimnoplast) la unele parazite intracelulare, plasmodial, unicelular cu dermatoplast la *Saccharomyces)*, miceliu (sifonal, septat uninucleat și septat dicariotic) precum și tal cladomial (uniaxial). Din împletirea hifelor pot rezulta plechtenchimuri (numai la formele de rezistență).

În trecerea de la alge la ciuperci, trecerea la heterotrofie și de la mediul acvatic la cel terestru nu s-au produs modificări în planurile structurale fundamentale, proprii algelor. Între modificările suferite menționăm : dispariția plastidelor (precedată de dispariția pigmenților fotosintetizanți), lipsa amidonului ca produs de asimilație, apariția produșilor noi, ca : glicogenul, chitina etc.

Grupul ciupercilor este foarte mare, heterogen, cu înmulțire și reproducere foarte diversificate.

Lichenii sînt organisme rezultate din asocierea între o algă și o ciupercă (într-un raport de mutualism simbiont) avînd uneori și un al treilea component — o bacterie fixatoare de azot. Talul lor are de regulă structura talului ciupercii, au deci origine polifiletică. Evoluția a mers de la talul fixat la cel desprins de substrat ; de la cel crustos (plagiotrop cu rizine) la cel foliaceu și apoi fruticulos (rămuros), cu poziție ortotropă (erect sau pendul). Există și forme de tranziție pe talul plagiotrop se dezvoltă un tal secundar — podeționi —. După anatomia talului, structura homoiomeră evoluează spre heteromeră.

3.3. **Originea și evoluția briofitelor** *(Bryobionta)*

Briofitele au apărut în Paleozoic, formele fosile avînd numeroase asemănări cu cele actuale. În general au caractere intermediare între alge și pteridofite. Prezența arhegonului la briofite și pteridofite arată originea comună a acestora, din oogonul unicelular al algelor. Se presupune că, au derivat din alge verzi, în baza următoarelor caractere : au același complex pigmentar fotosintetizant, au amidon intraplastidial ; celulele briofitei *Anthoceros* au un singur cromatofor, cu pirenoid ; au flageli izoconți (anterozoidul este asemănător cu al caracee.or) etc. Superioritatea față de alge se reflectă prin : prezența structurii parenchimatice, a meristemelor, a sporilor și gameților închiși în sporangi și respectiv gametangi pluricelulari ș.a. În cadrul acestui grup evoluția a mers de la hepaticele eutalice spre mușchi, care au tal cormoid, fără a evolua mai departe.

3.4. **Originea și evoluția cormofitelor** *(Cormobionta)*

În acest subregn sînt introduse *pteridofitele, gimnospermele* și *angiospermele,* care au numeroase caractere comune. Se consideră că derivă din alge, pe baza următoarelor caractere : pigmenții asimilatori sînt clorofila *a* și *b* (ca și la clorofite) ; sintetizează amidon ; au aceeași structură a nucleului, cloroplastelor și condriozomilor ca și algele ; au aceleași tipuri de simetrie, polaritate și ramificație ; au aceleași organe morfofuncționale (analoage) diferite ca structură ; au aceleași tipuri de alternanță de faze (gametofaza, sporofaza etc.).

Spre deosebire de tal care este diferențiat numai morfologic cormul este alcătuit din țesuturi cu structură și funcții diferite, care provin din meristeme. Cele mai importante caractere au fost dobîndite prin adaptare la mediul terestru. Între acestea menționăm : apariția organelor noi — rădăcina, cu rol de fixare și absorbție, tulpina, cu rol de susținere și conducere, frunza cu rol de asimilație, etc. — ; apariția țesuturilor defini-

tive — epiderma, țesuturilor conducătoare, rizoderma ș.a. — ; reducerea treptată a gametofitului ; gametangii pluricelulari ; apariția florilor, a sifonogamiei etc.

Grupele de alge care au evoluat spre cormofite trebuie căutate între algele verzi cu tal filamentos heterotrich.

Cea mai primitivă plantă cu corm, cunoscută ca fosilă, este *Rhynia* (fig. XXI.3). Cormul acesteia este reprezentat prin axe nefoliate (telomi), ramificate dichotomic, avînd la partea terminală sporangi. Rădăcina lipsește, în sol avînd rizomi prevăzuți cu rizoizi. În structura axelor (telomilor) se poate observa la interior un protostel (xilem la centru — j, înconjurat de floem — i), spre periferie scoarța internă (h), scoarța externă (g) și la exterior epiderma cu stomate (g—f) (fig. XXI.3, *g—f*).

De la acest tip de corm a evoluat cormul complet de la pteridofite, din care a derivat cel al gimnospermelor și în continuare al angiospermelor.

Pentru explicarea evoluției cormului în cadrul celor trei încrengături se pot folosi diferite aspecte morfologice sau anatomice ale acestuia. Cel mai frecvent se utilizează tipurile de stel prezentate evolutiv, modificările morfologice și anatomice ale telomilor, apariția și diversificarea frunzelor, poziția și structura sporangilor etc.

De la stelul primitiv (protostel) cunoscut la cele mai primitive pteridofite, evoluția a mers pe două linii : I. polistel — actinostel — plectostel și II. sifonostel — dictiostel — artrostel *(Equisetum)* — eustel — atactostel.

Una dintre cele mai importante teorii în explicarea evoluției cormului este *teoria telomului,* elaborată de W. Zimmermann și preluată de mulți filogeneticieni actuali. Conform acestei teorii, cele mai elementare procese în evoluția cormului sînt : reducerea, concrețterea, ramificația dicopodială, aplatizarea și curbarea (fig. XXI.4). Prin aceste procese se poate explica apariția și dezvoltarea principalelor organe ale cormului.

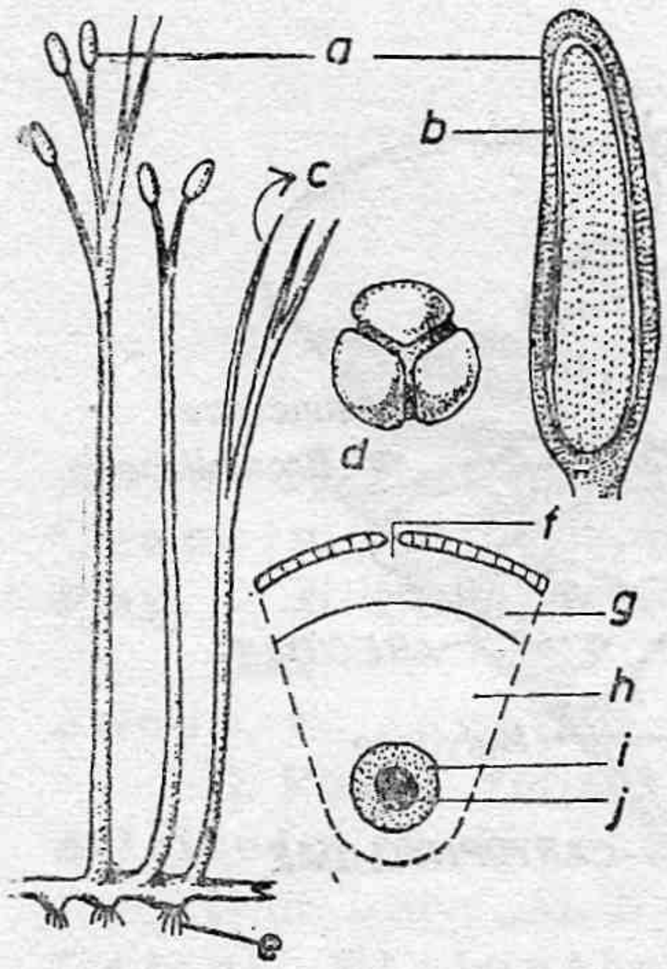


Fig. XXI.3. Rhynia sp. :
a — sporange; *b* — peretele (pluristratificat) al sporangelui; *c* — telom ; *d* — tetradă de spori; *e* — rizoizi; *f* — stomată; *g* — scoarță externă; *h* — scoarță internă; *i* — floem ; — xilem (d. Jacob ș.a., 1981).

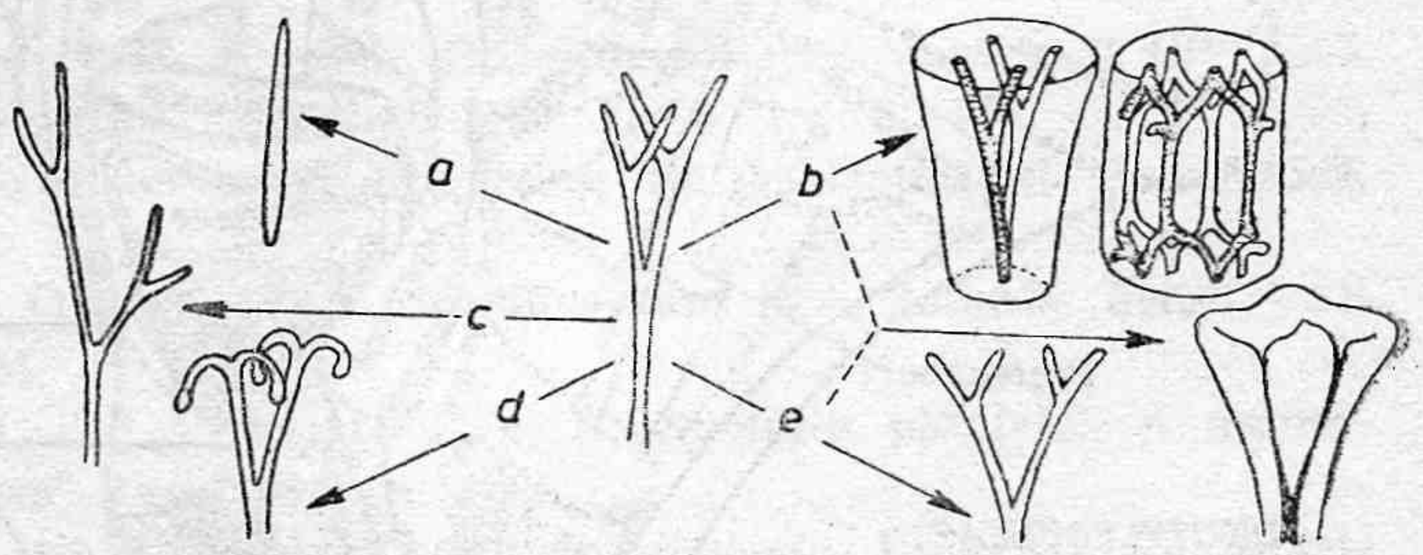


Fig. XXI.4. Procese elementare în evoluția cormului (teoria telomului) :
a — reducere; *b* — concreștere; *c* — ramificație inegală (dicopodială); *d* — curbare; *e* — aplatizare.

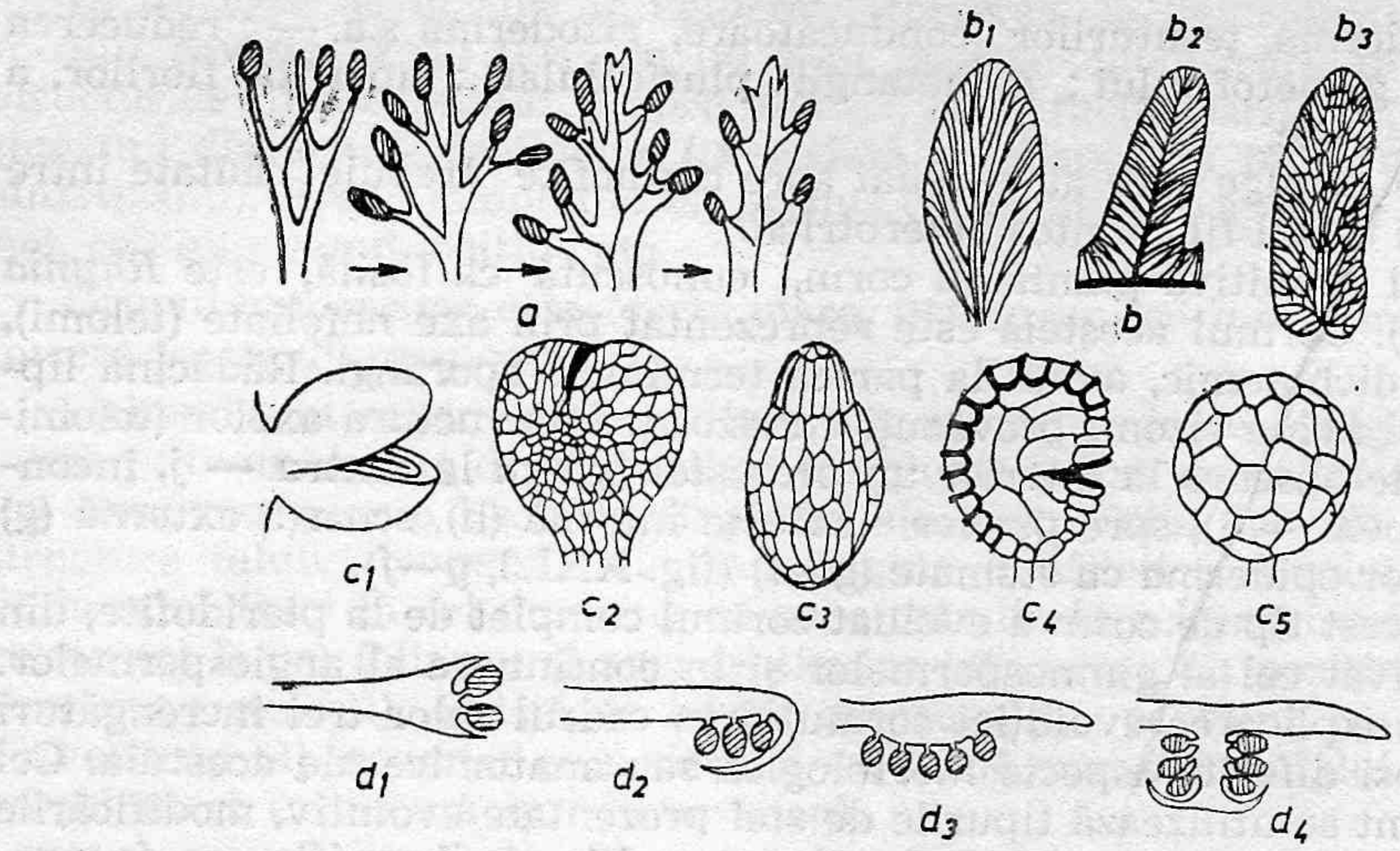


Fig. XXI.5. Derivarea macrofiliei :

(a). Tipul de nervație a lobilor foliari (b) : b_1 — în evantai ; b_2 — penat ; b_3 — reticulat. Tipuri de sporangi (C_1—C_5) : c_1 — la *Botrychium* ; c_2 — *Osmunda* ; c_3 — *Schizaea* ; c_4 — *Polypodium* ; c_5 — *Salvinia*. *Poziția sporangilor* (d_1—d_4) : d_1 — sporange marginal la *Trichomanes* ; d_2 — sporange marginal cu induzie falsă la *Pteridium* ; d_3 — sor laminal fără induzie la *Polypodium* ; d_4 — sor laminal cu induzie veritabilă la *Dryopteris* (d. Jacob ș.a., 1981).

În cadrul încrengăturii *Pteridophyta* evoluția se urmărește prin complicarea și diversificarea principalelor organe ale cormului ; apariția frunzelor, modificarea poziției și structurii sporangilor (fig. XXI.5), complicarea structurii peretelui sporangilor și a modului de deschidere etc. Un progres biologic de mare importanță, în cadrul acestei încrengături este apariția heterosporiei, care a dus la apariția seminței.

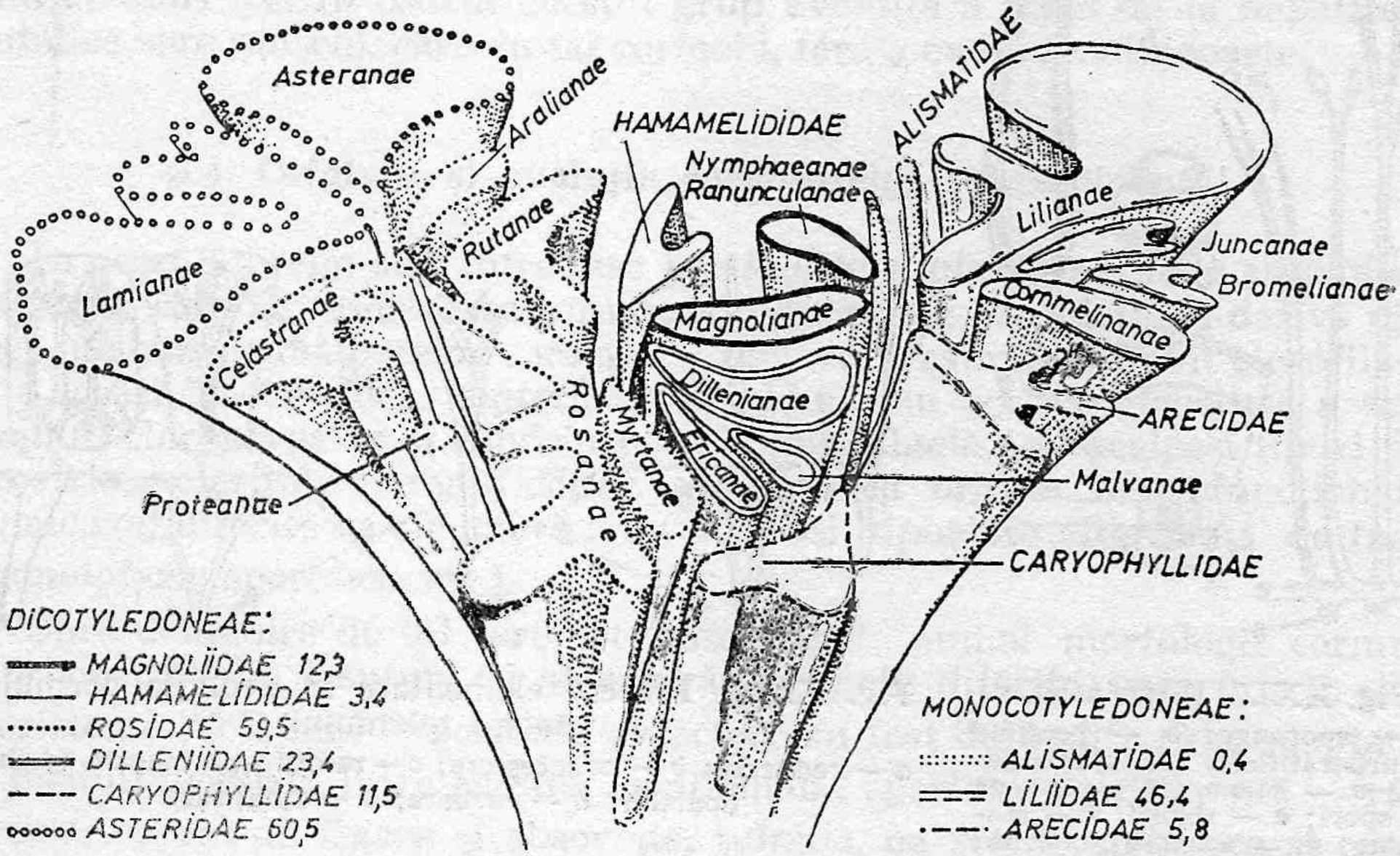


Fig. XXI.6. Arborele filogenetic al angiospermelor (d. Jacob ș.a., 1981).

În cadrul încrengăturii *Pinophyta (Gymnospermae)*, cele mai importante procese evolutive au fost : complicarea și diversificarea structurii axelor, frunzelor și mai ales a organelor purtătoare de spori, culminînd cu apariția florii. În structura tulpinii se remarcă în primul rînd evoluția vaselor conducătoare lemnoase, de la tipuri primitive (închise — traheide) la vase de tip evoluat (deschise — trahee) caracteristice angiospermelor. Floarea a evoluat de la tipul primitiv cu micro- și macrosporofile care poartă micro- și macrosporangi, la flori adevărate, unisexuate sau hermafrodite (asemănătoare celor de la angiosperme). În explicarea evoluției se urmărește, de asemenea modul de polenizare și tipul de fecundație (zoidogamă — sifonogamă) etc. Au originea în progimnosperme, organisme cu caractere intermediare între pteridofite și pinofite.

Ultima încrengătură — *Magnoliophyta (Angiospermae)* este cea mai evoluată, cea mai diversificată și cel mai bine adaptată la condițiile mediului aerian — terestru. Provin din proangiosperme.

Printre cele mai importante caractere de superioritate menționăm : perfecționarea structurii stelului, predominarea vaselor conducătoare perfecte, diversificarea sistemului foliar în funcție de factorii climatici, complicarea și diversificarea structurii florale, apariția ovarului și fructului etc.

În cadrul acestei încrengături sînt stabilite două clase cu mai multe subclase, supraordine etc. (fig. XXI.6). Clasificarea s-a făcut după structura embrionului, numărul cotiledoanelor, structura florilor, a fructelor și semințelor, frunzelor etc.

Avînd în vedere materialul faptic acumulat pe baza cercetărilor actuale în diverse ramuri ale biologiei și ale unor științe de graniță, putem spune că, fiecare grupare de plante ar necesita un spațiu mult mai amplu pentru a putea fi expuse cele mai importante concepții referitoare la filogenia diverselor categorii sistematice.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Abbayes, H., **Chadefaud**, M. și colab. *Botanique*. Paris, Masson et C^ie, 1963.

Ceapoiu, N. *Evoluția speciilor*. București, 1980.

Pop, I. și colab. *Botanica sistematică*, București, Ed. Didactică și Pedagogică, 1983.

Jacob, F., **Jäger**, E. I., **Ohmann**, E. *Kompendium der Botanik*. Jena, VEB G. Fischer Verlag, 1981.

Mititelu, D., **Mustață**, Gh., **Valenciuc**, N. *Evoluția plantelor și animalelor*. Univ. „Al. I. Cuza", Iași, 1981.

Péterfi, Șt., **Ionescu**, Al. și colab. *Tratat de algologie*. I, II, III, IV. București, Ed. Academiei R.S.R., 1976—1981.

Ștefureac, *I. Tr. Evoluția plantelor oglindită în opere recente de botanică filogenetică*. București, 1973.

Zarnea, G., **Herlea**, V. *Poziția microorganismelor în lumea vie*. Progrese în biologie, București, 1974.

XXII. PRINCIPALELE TIPURI DE CICLURI DE DEZVOLTARE ȘI IMPORTANȚA LOR PENTRU EXPLICAREA EVOLUȚIEI PLANTELOR

Problemele legate de evoluția procesului de înmulțire asexuată și sexuată a plantelor ca și cunoașterea desfășurării ciclului de dezvoltare la aceste organisme constituie elemente de bază pentru stabilirea principalelor direcții de dezvoltare în cadrul marilor unități taxonomice, precum și ale evidențierii legăturilor de filiație care se pot stabili între diferitele încrengături ale lumii vegetale.

Pentru stabilirea principalelor tipuri de cicluri de dezvoltare sînt folosite ca elemente esențiale : a) criteriul morfologic concretizat prin numărul generațiilor existente în ciclul respectiv și b) criteriul citologic, determinat de alternarea fazelor nucleare.

După numărul generațiilor existente în ciclul de dezvoltare a unei plante distingem cicluri monogenetice, digenetice și trigenetice, denumiri care decurg, evident, din existența în ciclul evolutiv a unei singure generații, a două sau respectiv trei generații.

În cazul ciclurilor monogenetice, există un singur tip de indivizi care formează gameți, zigotul rezultat din contopirea lor dezvoltîndu-se într-o nouă plantă asemănătoare celei precedente. Deci, acest tip de ciclu de viață comportă existența unei singure generații. Exemple în acest sens îl constituie algele *Chlamydomonas, Zygnema, Chara, Fucus, Codium.*

Ciclurile digenetice se desfășoară în contextul alternării unei generații asexuate — sporofitul, rezultată din germinarea zigotului, pe care se formează spori care vor dezvolta o generație sexuată — generatoare de gameți — gametofitul ; zigotul rezultat din unirea celor doi gameți reia ciclul.

Succesiunea celor două generații poartă și denumirea de alternanță de generații.

Cele două generații pot fi identice din punct de vedere morfologic, structural și ca durată în ciclul de dezvoltare al plantei respective numindu-le în acest caz generații isomorfe (ex. *Dictyota, Cladophora*).

Opus acestei situații, cele două generații pot fi diferite ca mărime, tip structural și ca durată în ciclul evolutiv, existînd în acest caz o alternare de generații heteromorfe.

Reducerea sau dezvoltarea cu precădere a uneia sau alteia dintre generații poate să afecteze fie gametofitul, fie sporofitul. Distingem astfel cicluri de viață în care generația gametofitică este dominantă, iar cea sporofitică redusă (ex. : *Cutleria, Stigeoclonium, Bryophyta*), sau o situație inversă creată de reducerea gametofitului, sporofitul căpătînd caracterul de generație dominantă (ex. : *Laminaria, Pteridophyta, Spermatophyta*). Acest ultim caz prezintă importanță filogenetică deosebită reprezentînd linia evolutivă care a asigurat diferențierea cormofitelor.

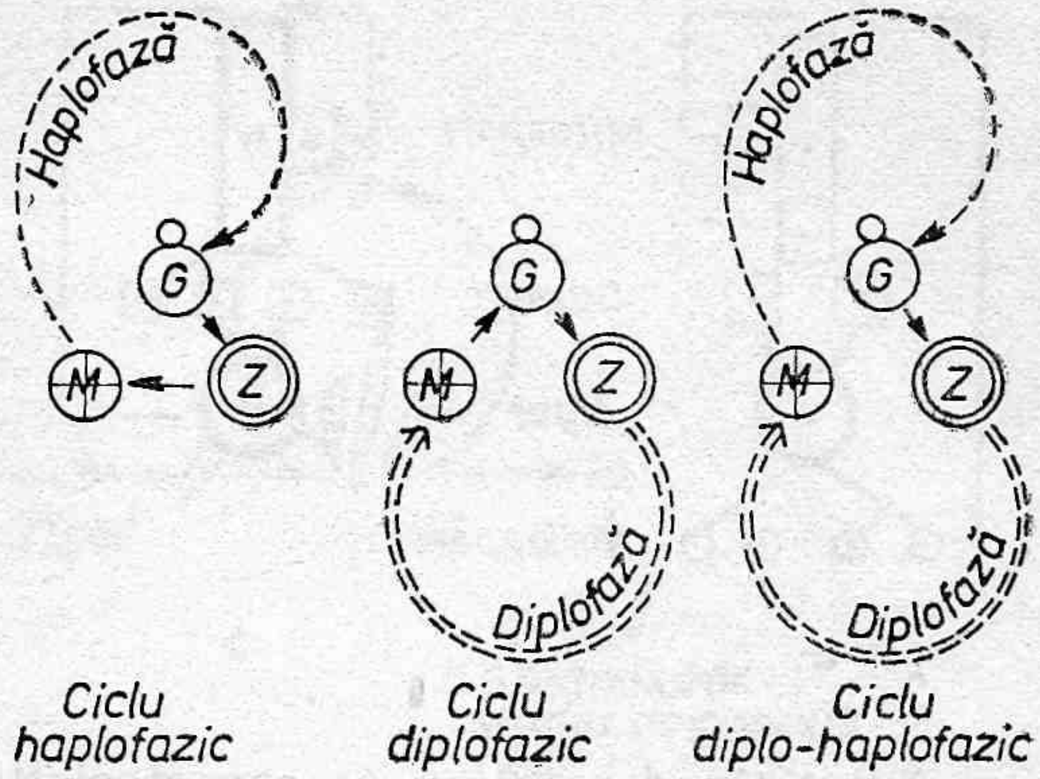


Fig. XXII.1. Tipuri de cicluri de dezvoltare, stabilite pe criteriul citologic (după A b b a y e s).

Ciclul trigenetic în forma sa tipică este întîlnit la algele roșii și se distinge prin complexitatea dată de existența a trei generații : gametofitul pe care se dezvoltă cea de a doua generație : carposporofitul și tetrasporofitul rezultat din germinarea carposporilor.

În ceea ce privește raportul dintre aceste trei generații este necesar de a preciza dependența carposporofitului de gametofit și dezvoltarea ca generație independentă a tetrasporofitului, care de cele mai multe ori este identic morfologic cu gametofitul (ex. : *Ceramium, Dasya*).

Alternarea fazelor citologice are ca momente importante : cariogamia, în urma căreia rezultă dublarea numărului de cromozomi (de la n la 2 n) și reducerea cromatică sau meioza, care reprezintă un factor de reglare prin care se realizează restabilirea numărului simplu de cromozomi (n).

După locul meiozei în ciclul de viață al plantelor deosebim următoarele trei tipuri de cicluri : ciclul haplofazic, diplofazic și diplohaplofazic (fig. XXII.1).

Ciclul haplofazic se desfășoară în întregime în haplofază, zigotul reprezentînd singura fază diploidă, meioza avînd loc la germinarea acestuia.

Ciclul diplofazic se caracterizează prin parcurgerea acestuia în diplofază, meioza precedînd gametogeneza.

Ciclul diplohaplofazic se caracterizează prin alternarea diplofazei, inițiată de zigot și încheiată cu formarea meiosporilor, cu haplofaza al cărui debut este marcat de germinarea meiosporilor și se termină cu formarea gameților.

Considerarea unitară a celor două criterii de delimitare a tipurilor de cicluri de dezvoltare se sintetizează în următoarele patru categorii fundamentale : 1) ciclul monogenetic haplofazic ; 2) ciclul monogenetic diplofazic ; 3) ciclul digenetic diplohaplofazic ; 4) ciclul trigenetic diplohaplofazic.

1. CICLUL MONOGENETIC HAPLOFAZIC

Ciclul monogenetic haplofazic este definit prin prezența unei singure generații haploide care diferențiază gameți (mitogameți) în urma fuzionării cărora rezultă zigotul diploid la a cărui germinare are loc meioza, meiosporii generînd noi plante haploide. La formele mai puțin evoluate există, în paralel și posibilitatea formării de mitospori care înmulțesc planta pe cale asexuată (fig. XXII.2, *a*).

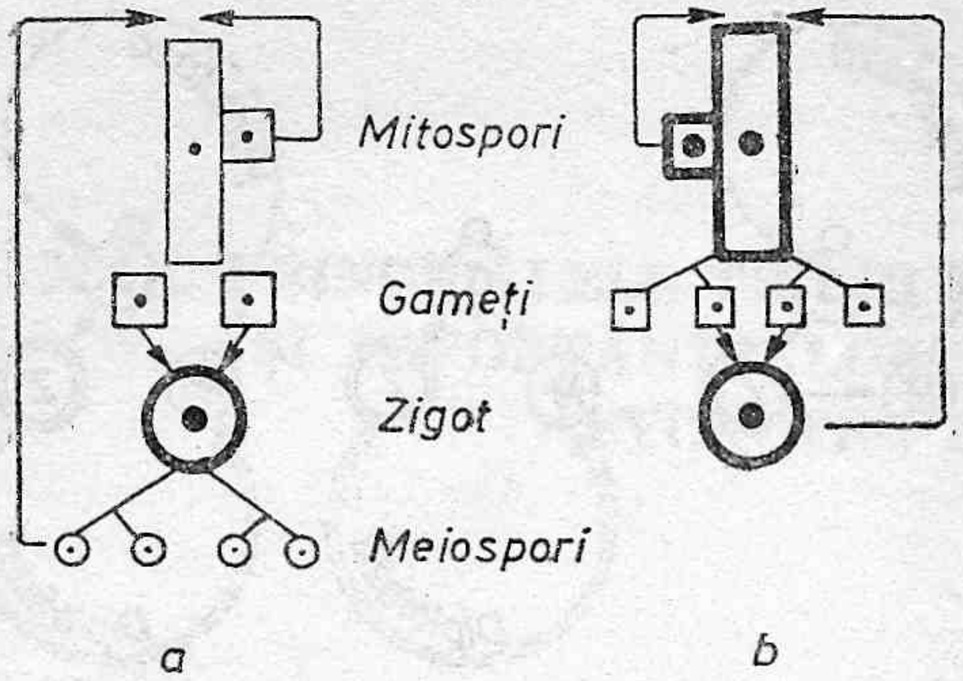


Fig. XXII.2. Schema de desfășurare a ciclului monogenetic haplofazic (a); schema de desfășurare a ciclului monogenetic diplofazic (b) (după Esser).

Acest tip de ciclu este caracteristic pentru majoritatea reprezentanților din Încreng. *Pyrrophyta*, Cls. *Chrysophyceae*, Cls. *Xanthophyceae*, Ord. *Volvocales* și unor reprezentanți din Ord. *Chlorococcales*, *Ulotrichales*, *Chaetophorales*, *Oedogoniales*, *Zygnemales*, pentru întreaga Încreng. *Charophyta*, ca și pentru unele *Phycomycetes* și *Ascomycetes* inferioare.

Prezentarea selectivă a cîtorva exemple va ilustra modul de desfășurare a acestui tip de ciclu.

Astfel, cercetările asupra modului de înmulțire a pirofitelor (în special a dinoficeelor) au pus în evidență, în afară de simpla înmulțire a celulelor prin diviziune longitudinală, transversală sau oblică, prezența zoosporilor care pot fi mitozoospori, proveniți din diviziunea chiștilor în care se transformă talul monadoid, în anumite condiții de mediu nefavorabile sau meiosporii rezultați la diviziunea zigotului.

Reproducerea este de tip isogam sau anisogam, existînd forme homotalice și heterotalice.

În cazul genului *Vaucheria (Xanthophyceae)* pe talurile cenocitice haploide se diferențiază mitosporociștii (n), cu sinplanospori (n) care vor dezvolta noi filamente (n). Către sfîrșitul perioadei de vegetație se formează gametociștii ♂ și ♀ (oogon), în care rezultă mitogameți ♂ și ♀ (oosferă) din a căror fuzionare rezultă zigotul (2n), care se înconjoară de un perete multistratificat, conținînd o mare cantitate de substanțe grase și carotenoizi, constituind un oospor. La germinarea oosporului are loc meioza rezultînd un nou filament cenocitic.

La genurile *Spirogyra*, *Zygnema*, *Chara* în ciclul de dezvoltare se formează numai gameți (n), în aceste cazuri nu mai există și posibilitatea înmulțirii asexuate prin mitospori.

Analiza comparativă a ciclurilor monogenetice haplofazice la diferiți reprezentanți relevă o serie de aspecte care necesită o subliniere specială pentru implicațiile lor deosebite privind evoluția regnului vegetal :

a) Existența, în cadrul schemei de desfășurare a acestui tip de ciclu a unei creșteri a complexității de organizare a aparatului vegetativ, de la organisme unicelulare, la organisme pluricelulare ;

b) Progresele realizate în procesul de reproducere, de la isogamie, la anisogamie și oogamie ;

c) Existența paralelă a înmulțirii asexuate și sexuate în același ciclu de dezvoltare a determinat creșterea posibilităților de apariție a unor cicluri mai evoluate, de exemplu de tip digenetic ;

d) Existența unor cicluri monogenetice haplofazice derivate, rezultate prin reducerea pronunțată a generației sporofitice.

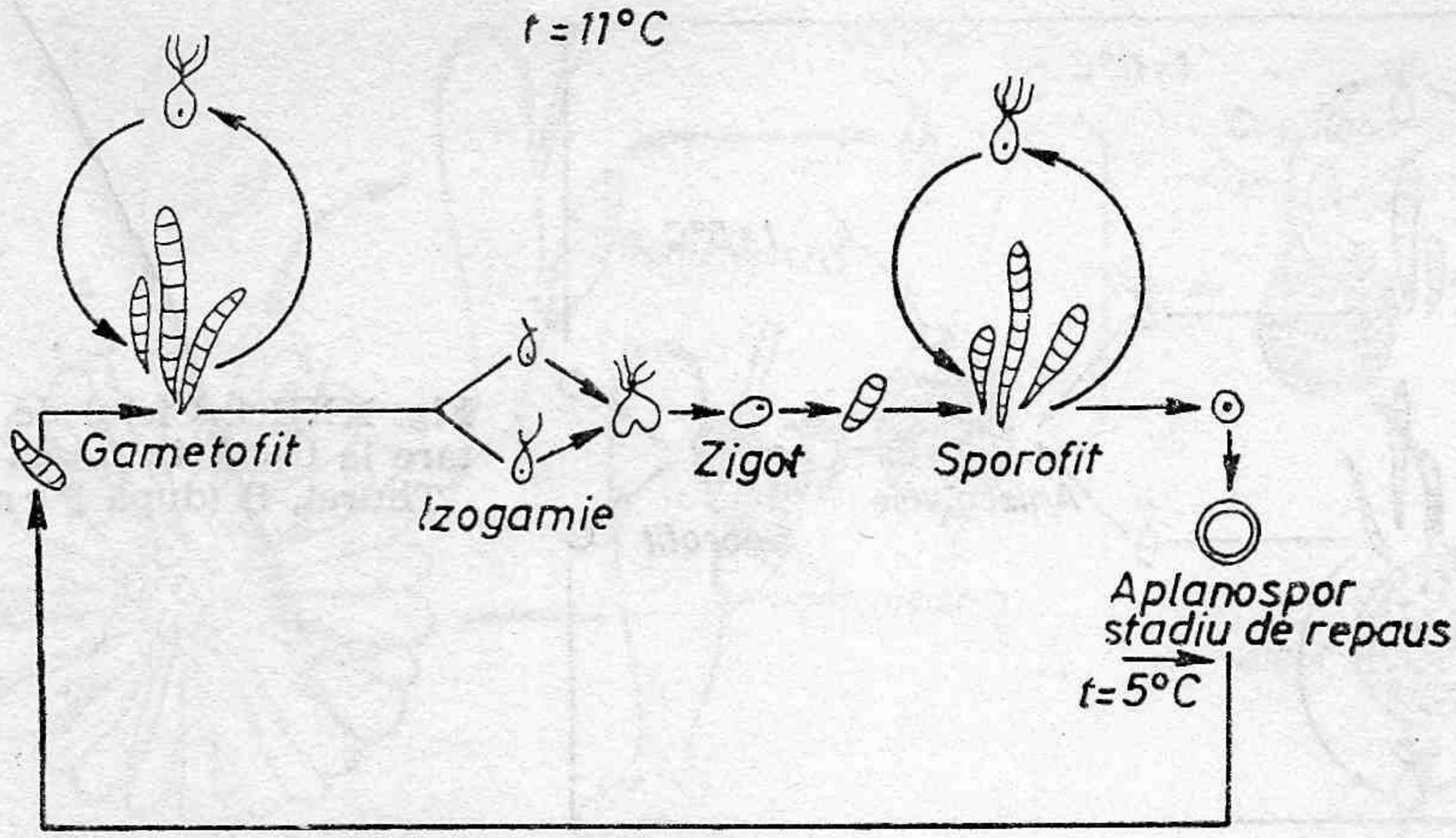


Fig. XXII.3. Ciclul de dezvoltare la *Ulothrix flacca* (Dillw) Thuret, A (după Perrot).

În acest sens o serie de date referitoare la ciclul de dezvoltare a unor specii marine ale genului *Ulothrix* sînt concludente. Cercetările efectuate de Perrot, 1972 asupra speciilor *Ulothrix flaeca* (Dillw.) Thuret, *U. subflaccida* Wille și *Ulothrix pseudoflacca* Wille au pus în evidență existența a două tipuri de cicluri diferite față de cele cunoscute anterior la genul *Ulothrix* și anume a unor cicluri digenetice izomorfe sau heteromorfe. Observațiile efectuate în paralel în condiții de laborator și în natură au subliniat influența determinantă a factorilor ecologici asupra tipului de ciclu de dezvoltare.

Ulothrix flacca cu cele două forme A și B, diferențiate ecologic după adîncimile la care se dezvoltă (forma A la mică adîncime, forma B la adîncimi mai mari) prezintă cicluri digenetice, cu generații isomorfe (forma A) sau generații heteromorfe (forma B).

Forma A (fig. XXII.3) prezintă taluri gametofitice monoice pe care se dezvoltă, evident în celule diferite gameți biflagelați, isogami și zoospori 4-flagelați care dau naștere unor noi taluri gametofitice.

După copularea gameților rezultă un planozigot 4-flagelat, care pierde rapid flagelii. Puși în culturi condiționate de o temperatură de 11°C și iluminați 14 ore, aceștia germinează dînd naștere unor taluri sporofitice, identice cu cele gametofitice.

Talurile sporofitice produc la rîndul lor zoospori 4-flagelați din care se dezvoltă noi taluri sporofitice și aplanospori care izolați în cultură se înconjoară de un perete îngroșat și rămîn în stadiu de repaus, în condițiile de temperatură și luminozitate amintite mai sus.

Supuși însă la o temperatură mai joasă, în jur de 5°C și numai 7 ore iluminare, acești aplanospori germinează și dau noi taluri gametofitice.

Forma B (fig. XXII.4) prezintă taluri gametofitice dioice pe care se formează atît zoospori 4-flagelați care multiplică planta pe cale asexuată, cît și anisogameți respectiv gameți ♂ emiși de talurile gametofitice ♂ și gameți ♀ emiși de talurile gametofitice ♀. Planozigotul 4-flagelat se fixează, își pierde flagelii și treptat volumul acestuia crește, înconjurîndu-se totodată de un perete gros și se fixează de substrat printr-un pedicel, transformîndu-se în sporofit codioloid.

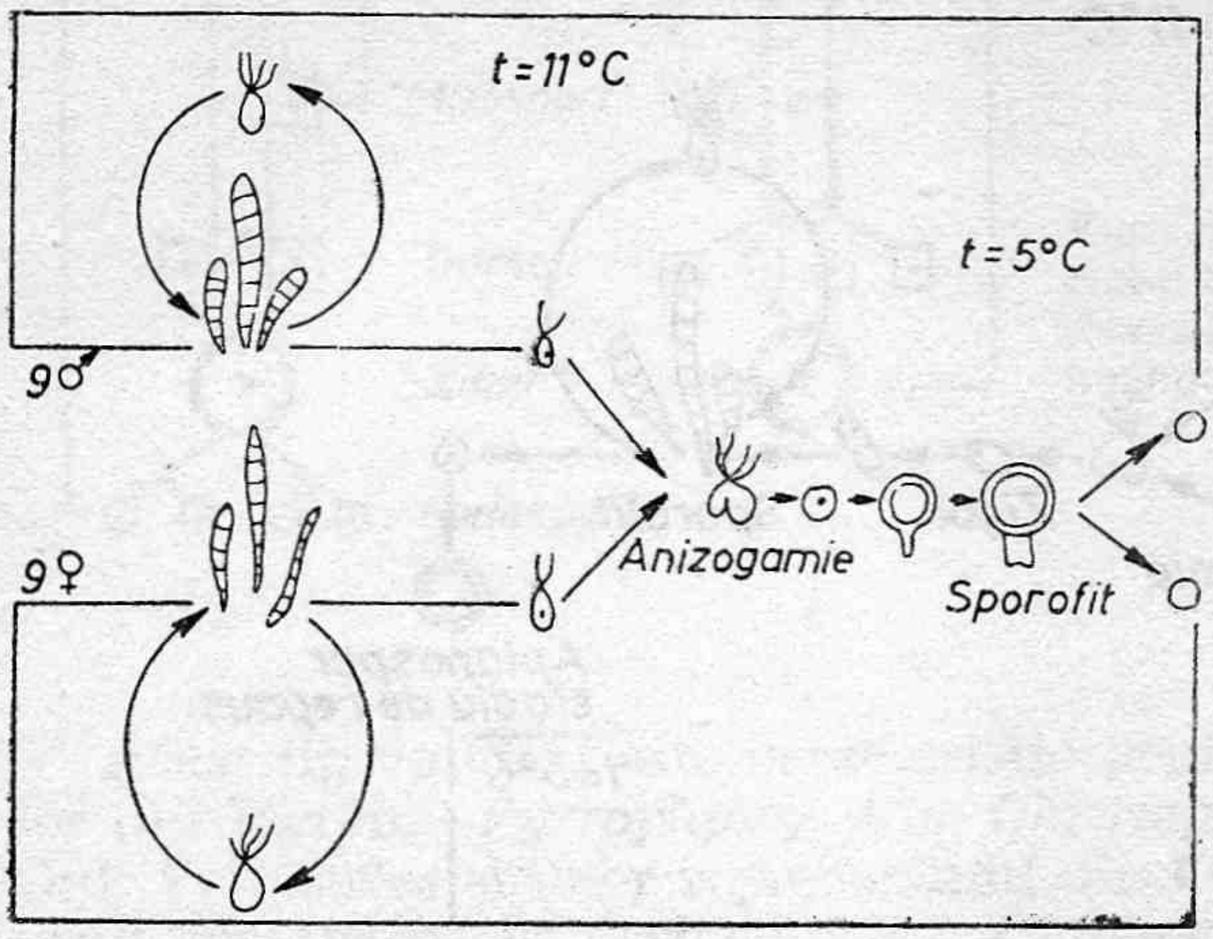


Fig. XXII.4. Ciclul de dezvoltare la *Ulothrix flacca* (Dillw) Thuret, B (după P e r r o t)

Prin scăderea temperaturii la 5°C și o iluminare de numai 7 ore în timp de cîteva săptămîni, acești sporofiți codioloizi produc, în raport cu mărimea lor, 8 sau 16 aplanospori care germinează dînd filamente gametofitice dioice. Deci în acest ciclu de dezvoltare alternează un gametofit filamentos cu un sporofit tip Codiolum, încadrîndu-se deci tipului digenetic cu generații heteromorfe.

Ulothrix subflaccida prezintă același tip de ciclu biologic cu forma A a speciei *Ulothrix flacca*, iar specia *Ulothrix pseudoflacca* se caracterizează printr-un ciclu digenetic cu generații heteromorfe.

Rezultatul acestor cercetări are o deosebită importanță pentru explicarea liniei evolutive prin care s-a realizat ciclul monogenetic haplofazic derivat prin reducerea și suprimarea generației saprofitice.

Interpretat în acest mod ciclul evolutiv de la *Ulothrix zonata* (Web. et Mohr) Kütz este expresia unei reduceri excesive a generației sporofitice.

Această idee este demonstrată și prin intermediul unor reprezentanți ai Fam. *Monostromaceae*, ca și de exemplu de speciile *Monostroma obscurum* (Kutz) J. Ag. și *Monostroma zostericola* Tieden care prezintă cicluri digenetice heteromorfe. Monostromaceele mai primitive sînt astfel mai apropiate de Fam. *Ulvaceae*, la cele mai evoluate realizîndu-se ciclul monogenetic haplofazic.

2. CICLUL MONOGENETIC DIPLOFAZIC

Ciclul monogenetic diplofazic se caracterizează succint prin prezența unei singure generații diploide pe care se diferențiază meiogameții (n), zigotul (2n) dînd naștere unui nou individ (v. fig. XXII. 2, *b*).

Filogenetic acest tip de ciclu biologic este interpretat ca provenind din simplificarea ciclului digenetic diplohaplofazic cu generații heteromorfe, cu predominarea sporofitului la care meioza este deplasată în gametocisti, precedînd gametogeneza.

Dezvoltarea excesivă a sporofitului diploid și reducerea treptată a gametofitului haploid, pînă la suprimare și rezumarea sa la gameți, constituie o linie evolutivă spre forme foarte specializate.

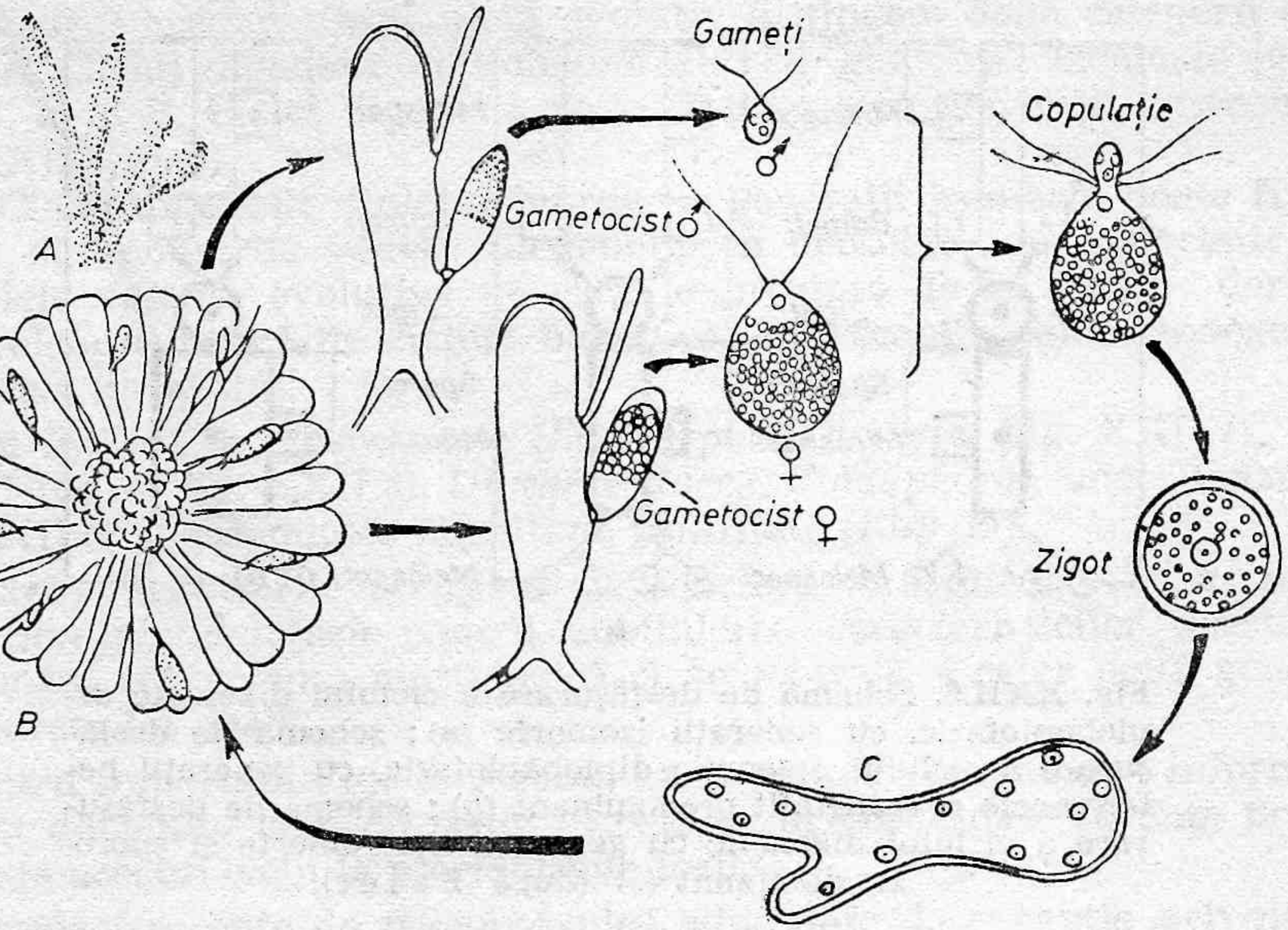


Fig. XXII.5. Ciclul de dezvoltare la genul *Codium* (după A b b a y e s).

Acest tip de ciclu este întîlnit la diatomee, alge brune din Ord. *Fucales*, clorofite sifonale, izolat la unele pirofite *(Noctiluca)*, mixomicetes, unele ficomicete și ascomicete inferioare.

Relativa uniformitate a momentelor esențiale ale acestui tip de ciclu evolutiv va reieși din următoarele exemplificări :

La genul *Fucus* pe talurile diploide se vor forma, în conceptacule, gametociștii ♂ și ♀, gametogeneza fiind precedată de meioză. La capul gametocistului o meioză este urmată de 4 mitoze, rezultînd un număr de 64 gameți ♂.

În gametocistul ♂ (oogon), meioza este urmată de o singură mitoză formîndu-se deci 8 oosfere. Zigotul (2n) va genera un nou individ diploid.

Alga verde marină *Codium* prezintă un ciclu de dezvoltare asemănător (fig. XXII.5). Pe talul format din cordoane dicotomice alcătuite din filamente sifonale ramificate se formează gametociștii, plasați lateral, pe extremitățile mai dilatate ale filamentelor. În gametocişti iau naștere meiogameți anisogami. Zigotul (2n) formează imediat un filament cenocitic care evoluează spre un nou individ diploid.

3. CICLUL DIGENETIC DIPLOHAPLOFAZIC

Ciclul digenetic diplohaplofazic este caracterizat prin alternarea generației gametofitice haploide cu un sporofit diploid (fig. XXII.6, *a*, *b*, *c*).

Schema de desfășurare punctează următoarele etape esențiale : pe generație gametofitică (n) iau naștere gameți (mitogameți) din fuzionarea cărora rezultă zigotul (2n). Zigotul dă naștere celei de a doua generații, sporofitul (2n) pe care se formează în sporocişti, meiospori care reiau ciclul.

Ambele generații sînt susceptibile de a forma mitospori care înmulțesc planta asexuat.

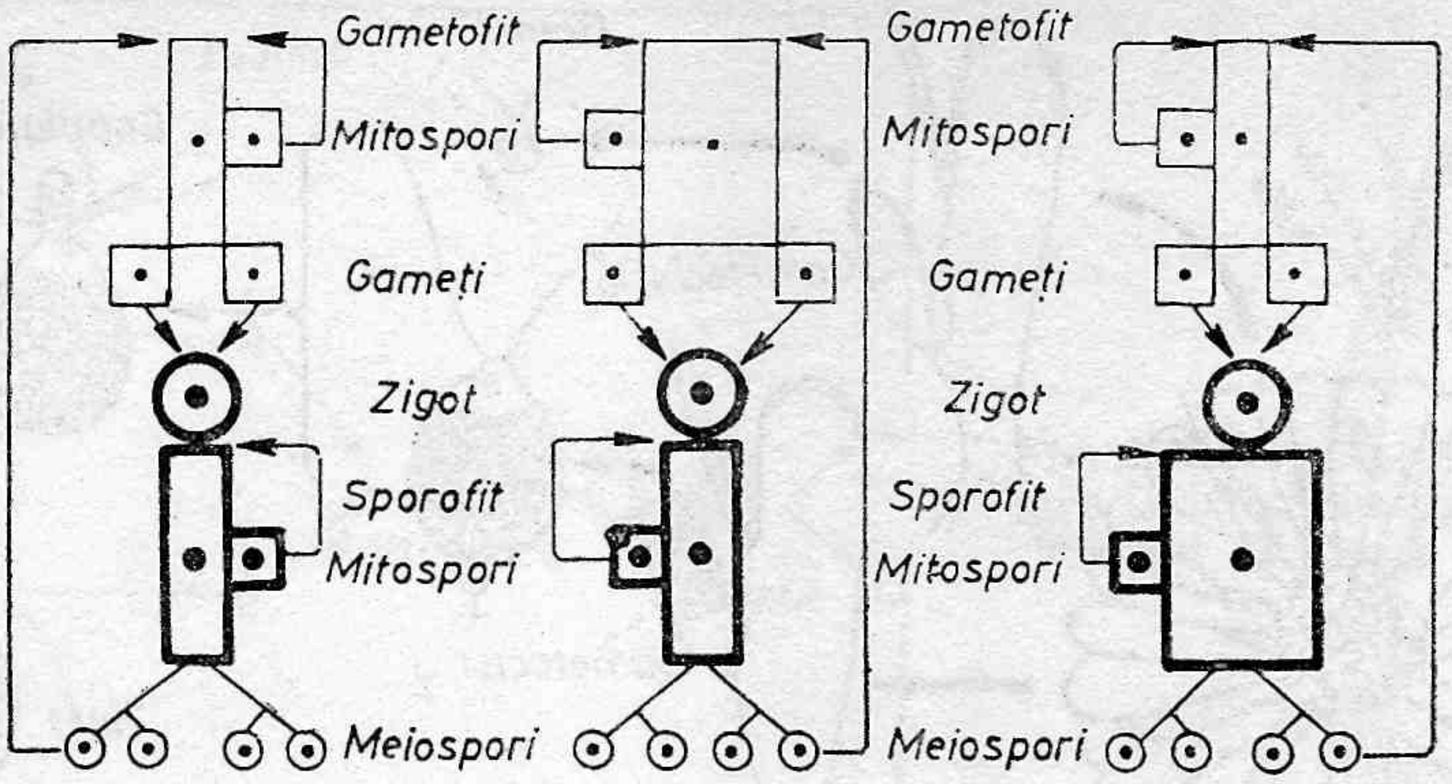


Fig. XXII.6. Schema de desfășurare a ciclului digenetic diplohaplofazic, cu generații izomorfe (a); schema de desfășurare a ciclului digenetic diplohaplofazic, cu generații heteromorfe și gametofit predominant (b); schema de desfășurare a ciclului digenetic cu generații heteromorfe și sporofit dominant (c) (după Esser).

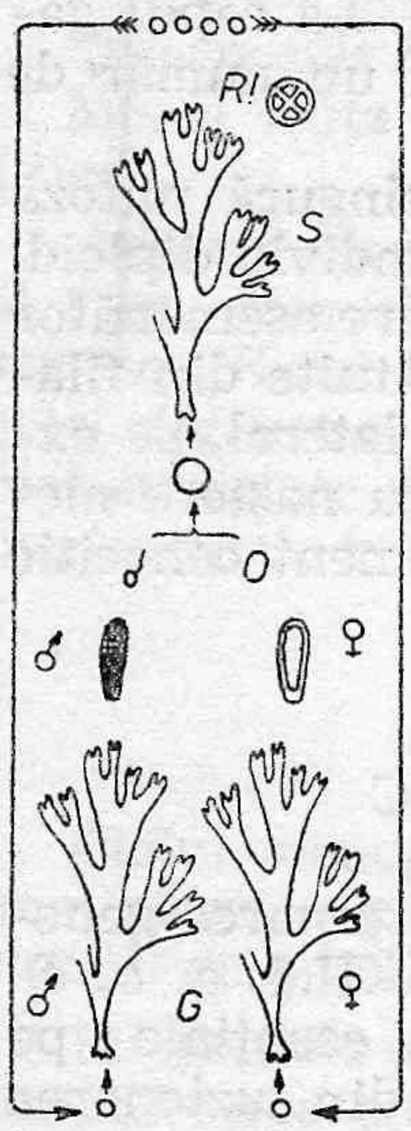


Fig. XXII.7. Ciclul de dezvoltare la *Dictyota dichotoma* (după Strasburger)

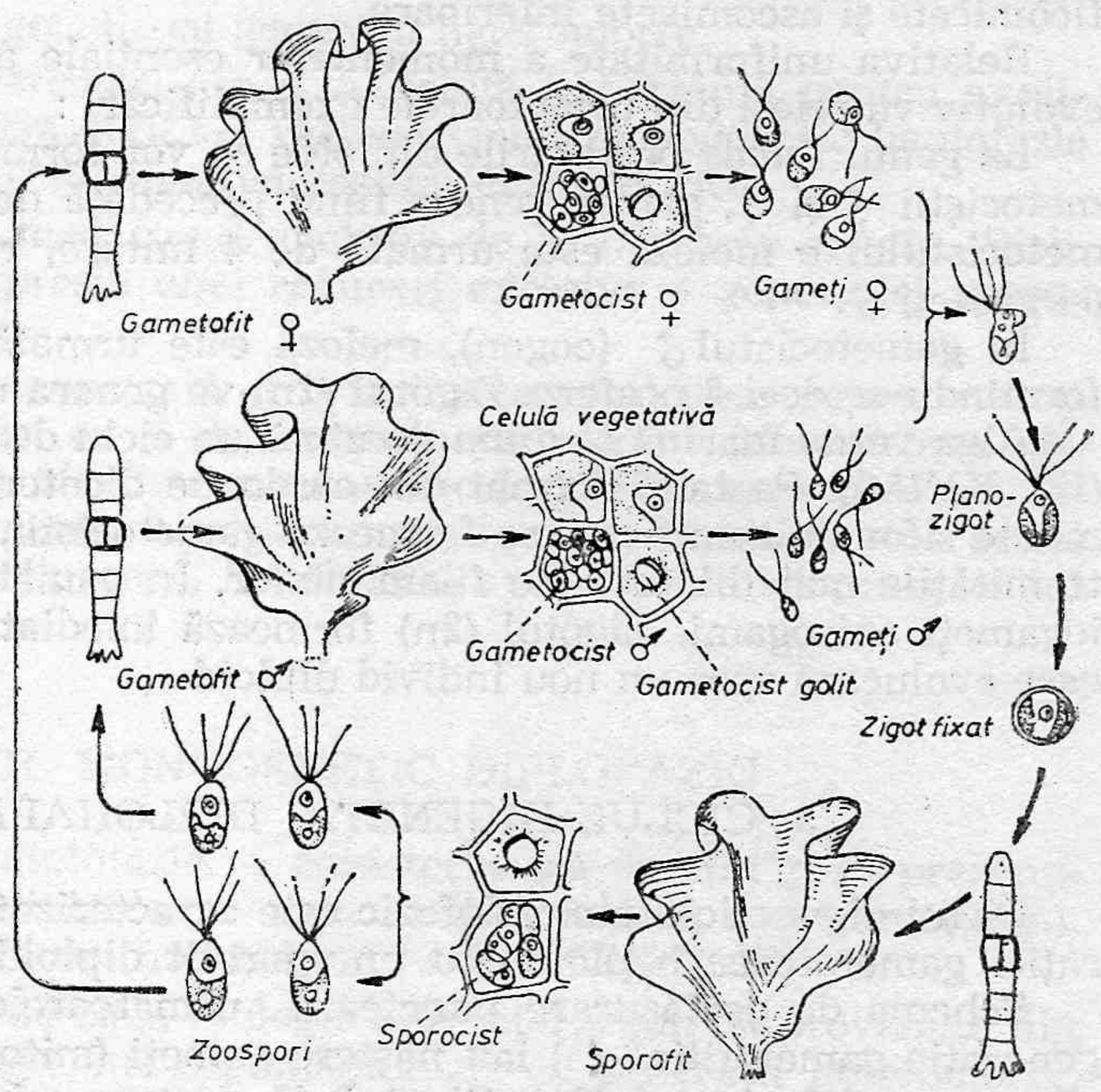


Fig. XXII.8. Ciclul de dezvoltare la *Ulva lactuca* (după Abbayes).

În cadrul acestui tip de ciclu evolutiv distingem două categorii esențiale : A. Ciclul digenetic diplohaplofazic cu generații izomorfe (v. fig. XXII.6, *a*) și B. Ciclul digenetic diplohaplofazic cu generații heteromorfe (fig. XXII.6, *b*, *c*).

A. Ciclul digenetic diplohaplofazic cu generații izomorfe poate fi considerat din punct de vedere filogenetic ca deosebit de important prin multiplele valențe evolutive pe care le prezintă de la acesta derivînd toate celelalte tipuri de cicluri biologice, cu excepția celui monogenetic haplofazic (primitiv).

Este întîlnit la alge brune (*Ectocarpus*, *Dictyota* (fig. XXII.7), alge verzi (Ulva — fig. XXII.8), *Ulothrix flacca*, *Cladophora)*, unele ficomicete (fig. XXII.9) și ascomicete primitive, psilifitate *(Rhynia).*

Păstrînd trăsăturile esențiale ale schemei de desfășurare a ciclului digenetic diplohaplofazic pentru sublinierea caracteristicilor acestui tip menționăm echivalența morfologică și structurală a celor două generații ca și durata lor egală.

Pentru importanța lor deosebită, ca și pentru actualizarea informației în acest domeniu, vom prezenta în cele ce urmează date recente privind existența acestui ciclu la pteridofitele fosile.

Cercetări recente de paleobotanică aduc date de excepție privind explicarea evoluției plantelor.

În acest sens pot fi citate descoperirile relativ recente ale lui L e m o i n e, 1970, 1971, B h u t t a, 1973 și interpretarea lor în sensul cunoașterii ciclurilor de dezvoltare de la primele plante terestre.

Rezultatele unor studii comparative efectuate de L e m o i g n e asupra celor două specii de *Rhynia : Rh. gwynne-vaugamii* Kidston et Lang și *Rh. major* Kindston et Lang par a fi de o remarcabilă valoare pentru precizările pe care le aduc în legătură cu primii reprezentanți ai florei care s-au emancipat de mediul acvatic.

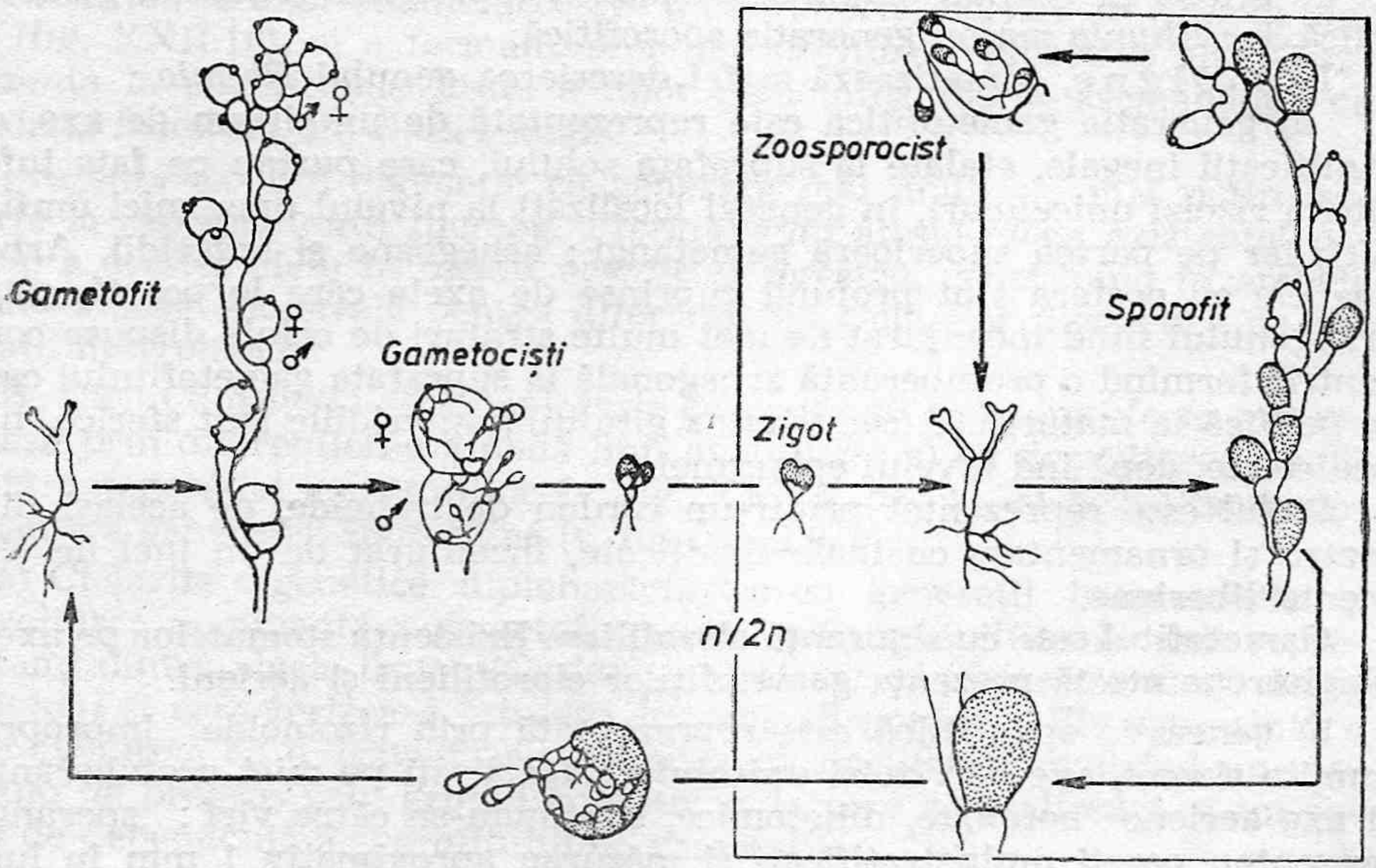


Fig. XXIII.9. Ciclul de dezvoltare la *Allomyces arbuscula* (după E m e r s o n).

Începînd din anul 1917 cînd aceste două fosile au fost descoperite în depozitele devoniene din Scoția, interesul de care s-au bucurat a constituit o preocupare constantă.

K i d s t o n și L a n g descriu în anul 1917 speciile *Rhynia gwynne-vaughamii și Asteroxylon mackieii* făcînd totodată precizarea de a mai fi găsit încă o altă plantă pe care o numesc mai tîrziu, în 1920, *Rhynia major*.

B o w e r (1935) sugerează că gametofiții primelor plante terestre, avînd în vedere în special genul *Rhynia*, ar fi fost reprezentați de formațiuni vegetative bine dezvoltate.

E a m s (1936) lansează ideea similitudinii morfologice a gametofiților și sporofiților de la primele plante terestre și că unele ramificații așa-zise sterile de la *Rhynia* ar putea fi de natură gametofitică.

H o l l o w a y (1962) analizînd gametofiții vascularizați de *Psilotum* remarcă marea similitudine cu axele de la *Rhynia gwynne-vaughamii* iar P a n t (1962) sugerează chiar că *Rhynia gwynne-vaughamii* ar reprezenta o generație gametofitică.

Ceea ce este cert este faptul că în regnul vegetal în cadrul fiecărui grup de criptogame vasculare, formele primitive prezintă gametofiți masivi și persistenți. Dacă se are în vedere și tendința de reducere treptată a generației gametofitice se putea presupune că riniaceele ca plante primitive prezentau gametofiți bine dezvoltați.

Din punct de vedere morfo-anatomic aceste plante au o poziție de grup cu multiple caractere de tranziție între plantele avasculare și plantele vasculare.

Poziția lor de grup de tranziție era însă insuficient cristalizată prin lacuna pe care o prezenta necunoașterea principalelor elemente care să precizeze tipul de ciclu biologic care le caracteriza.

L e m o i g n e (1970) precizează că *Rhynia gwynne-vaughamii* și *Rhynia major* considerate ca sporofiți de la două specii distincte, reprezintă de fapt cele două generații ale aceleiași plante. Cercetările făcute amănunțit au arătat că *Rhynia gwynne-vaughamii* reprezintă generația gametofitică, iar *Rhynia major*, generația sporofitică.

L e m o i g n e, sintetizează astfel descrierea genului *Rhynia :*

a) generația gametofitică este reprezentată de un sistem de axe, cu ramificații inegale, etalate la suprafața solului, care purtau pe fața inferioară rizoizi unicelulari, în general localizați la nivelul unor mici umflături, iar pe partea superioară gametangi : arhegoane și anteridii. Arhegoanele cu oosfera sînt profund cuprinse de axele care le poartă, gîtul arhegonului fiind înconjurat de mai multe straturi de celule dispuse concentric formînd o protuberanță arhegonală la suprafața gametofitului care se gelifică la maturitate (caducitatea gîtului) ; anteridiile sînt sferice, nepedicelate, depășind nivelul epidermei.

Stelul este reprezentat printr-un cordon de traheide, de același diametru și ornamentate cu inele lignificate, înconjurat de un inel de elemente liberiene.

Gametofitul este cu siguranță clorofilian. Existența stomatelor pe axele plagiotrope atestă prezența gametofiților clorofilieni și aerieni.

b) generația sporofitică este reprezentată prin rizomoide impropriu numite rizomi, axe cu rizoizi unicelulari, localizați pe mici protuberanțe, și axe aeriene nefoliate, dihotomice, subțiindu-se către vîrf ; sporangii prezentau pereți multistratificați și măsurau aproximativ 1 mm în lungime și 4 mm în diametru, tetrospori de 64 μ în diametru.

Structura este de tip protostelic cu un cordon de traheide cu ornamentații inelate, mai fine spre centru și mai mari la periferie.

Primele aspecte care trebuie relevate pe baza recentelor precizări privind aceste specii sînt următoarele :

— existența unor generații, gametofitice și sporofitice de forme aproximativ identice ;

— gametofit și sporofit vascularizați, protostelnici, cu epiderma stomatiferă, clorofilieni.

De aici decurge în mod inevitabil concluzia că, emanciparea plantelor de mediu acvatic s-a făcut de foarte timpuriu, că direcția evolutivă a dezvoltării cu precădere a generației sporofitice s-a desfășurat pe linii paralele în mediul acvatic și terestru. Privirea de ansamblu asupra lumii vegetale ilustrează însă clar că, mediul terestru a fost cel care a asigurat evoluția spectaculoasă a generației sporofitice.

Prezența caracterelor de vascularizare și diferențierea stomatelor nu mai constituie un caracter exclusiv legat de faza diploidă. Astfel, discrepanța între cele două încrengături — *Bryophyta* și *Pteridophyta*, devine mai șterșă, căci prezența stomatelor la nivelul gametofitului se poate cita pentru genurile *Anthoceros, Marchantia* cît și faptul că, alături de hidroide au fost observate și elemente vasculare liberiene diferențiate la unele *Bryales* chiar la nivelul gametofitului (nu numai la seta sporogonului).

Existența în devonian a plantelor cu gametofit vascularizat este de mare interes pentru morfologia comparată și pentru înțelegerea evoluției plantelor vasculare.

Descoperirile recente ale lui Lemoigne, corelate cu studiile lui Bhutta (1973) completează o mare lacună în cunoașterea ciclurilor de viață a pteridofitelor fosile.

Pînă nu de mult chiar tratatele de pteridologie consacrate menționau necunoașterea gametofiților fosili.

Prezentarea unor stadii succesive a germinării sporilor de *Rhynia major* (fig. XXII.10), și a formațiunilor gametofitice respective elucidează prezența la psilofitinele fosile a unor gametofiți foarte asemănători cu cei de la *Psilotum* din flora actuală.

Prezența ciclului digenetic cu generații mai mult sau mai puțin isomorfe la reprezentanții Încreng. *Pteridophyta* atestă ideea existenței paralele a acestui ciclu în mediu acvatic și terestru, constituind în ambele cazuri o sușă ancestrală pentru diferențierea ciclurilor digenetice cu generații heteromorfe.

B. Ciclul digenetic diplohaplofazic cu generații heteromorfe se concretizează prin diferențierea a două linii evolutive : a) cu dezvoltarea dominantă a generației gametofitice (v. fig. XXII.6, *b*) ; b) cu dezvoltarea dominantă a generației sporofitice (v. fig. XXII.6, *c*).

a) Ciclurile digenetice diplohaplofazice cu generații heteromorfe și dezvoltarea dominantă a gametofitului se pot exemplifica la unii reprezentanți dintre algele brune *(Cutleria)*, algele verzi *(Stigeoclonium, Acrosiphonia)* și caracterizează întreaga Încreng. *Bryophyta*. Ele reprezintă o linie evolutivă cu o dezvoltare mai puțin spectaculoasă, realizînd un maximum de progres prin grupul briofitelor, la care se realizează și un raport de dependență a sporofitului de gametofit.

Inegalitatea celor două generații este profund exprimată la genul *Cutleria*, prin prezența unui gametofit constituit de un tal cladominal la-

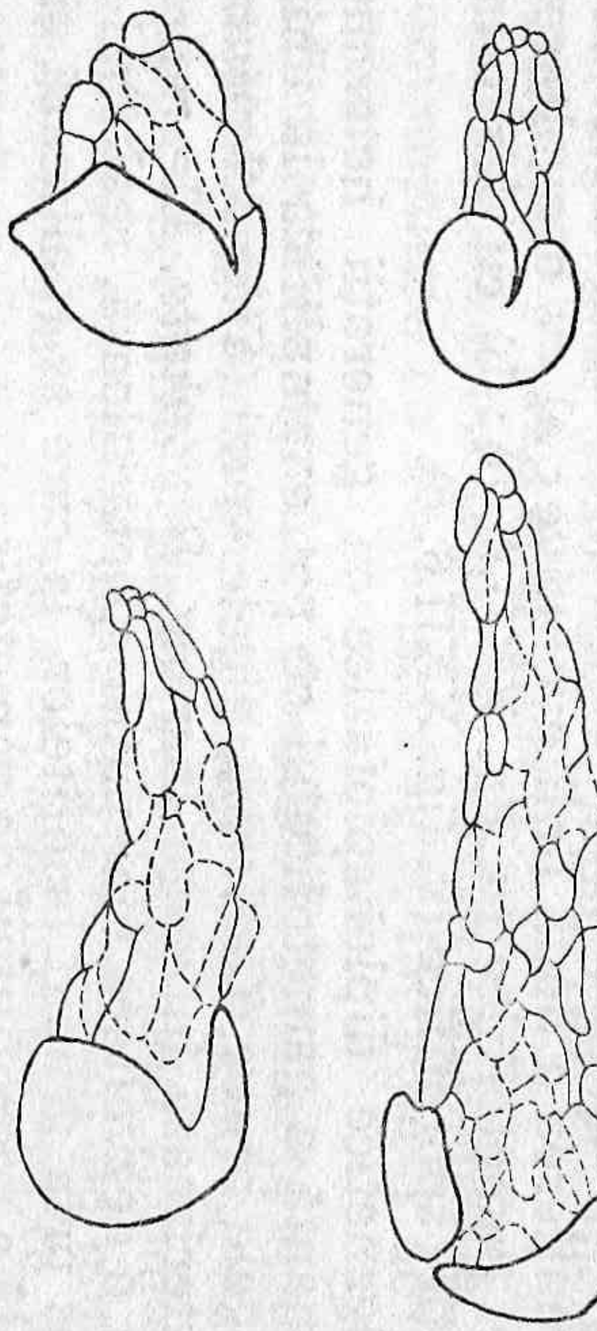


Fig. XXII.10. Germinarea sporilor și primele stadii de dezvoltare a generației gametofitice la *Rhynia major* (după B u t t a).

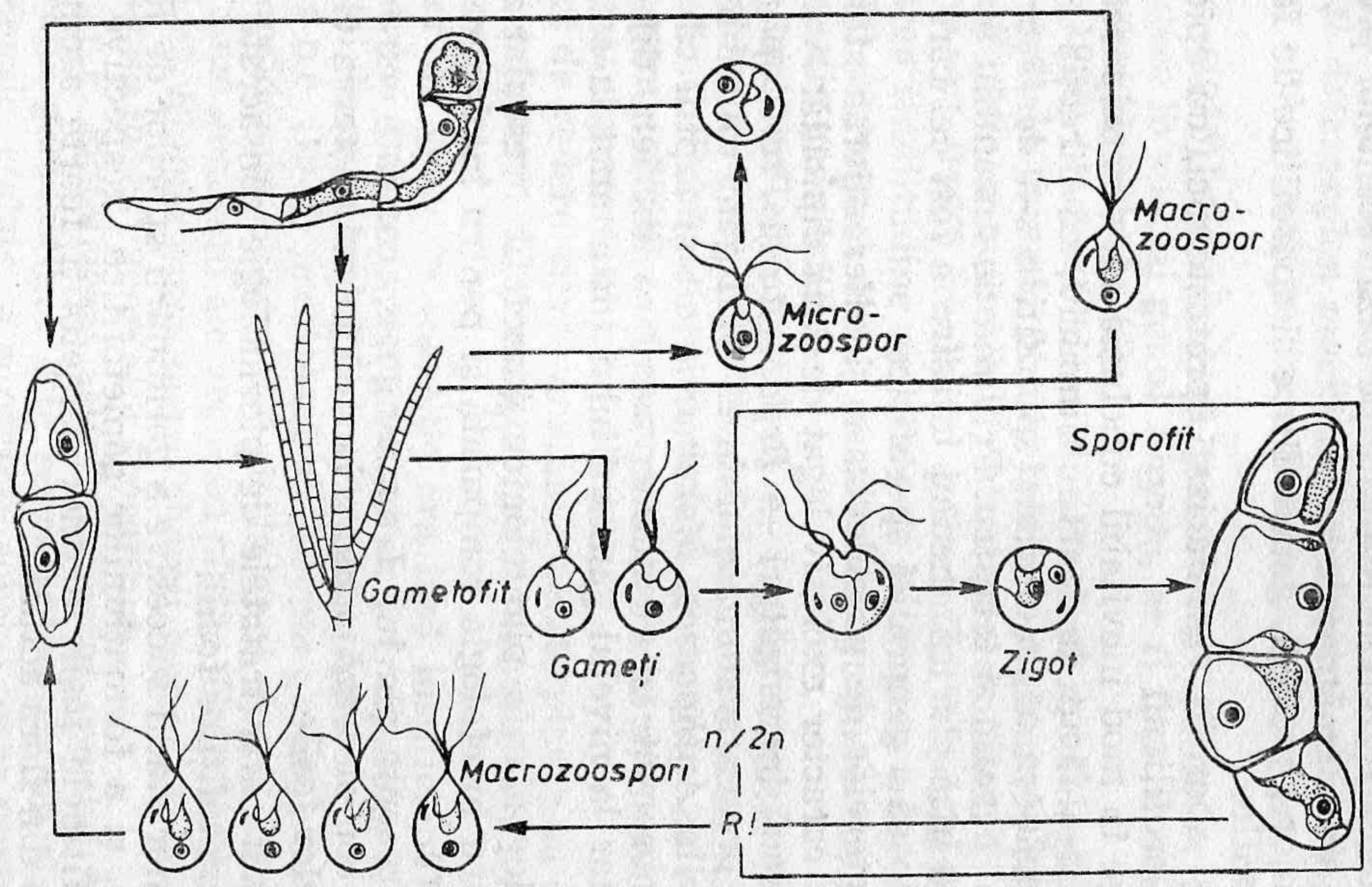


Fig. XXII.11. Ciclul de dezvoltare la *Stigeoclonium* (după J u l l e r)

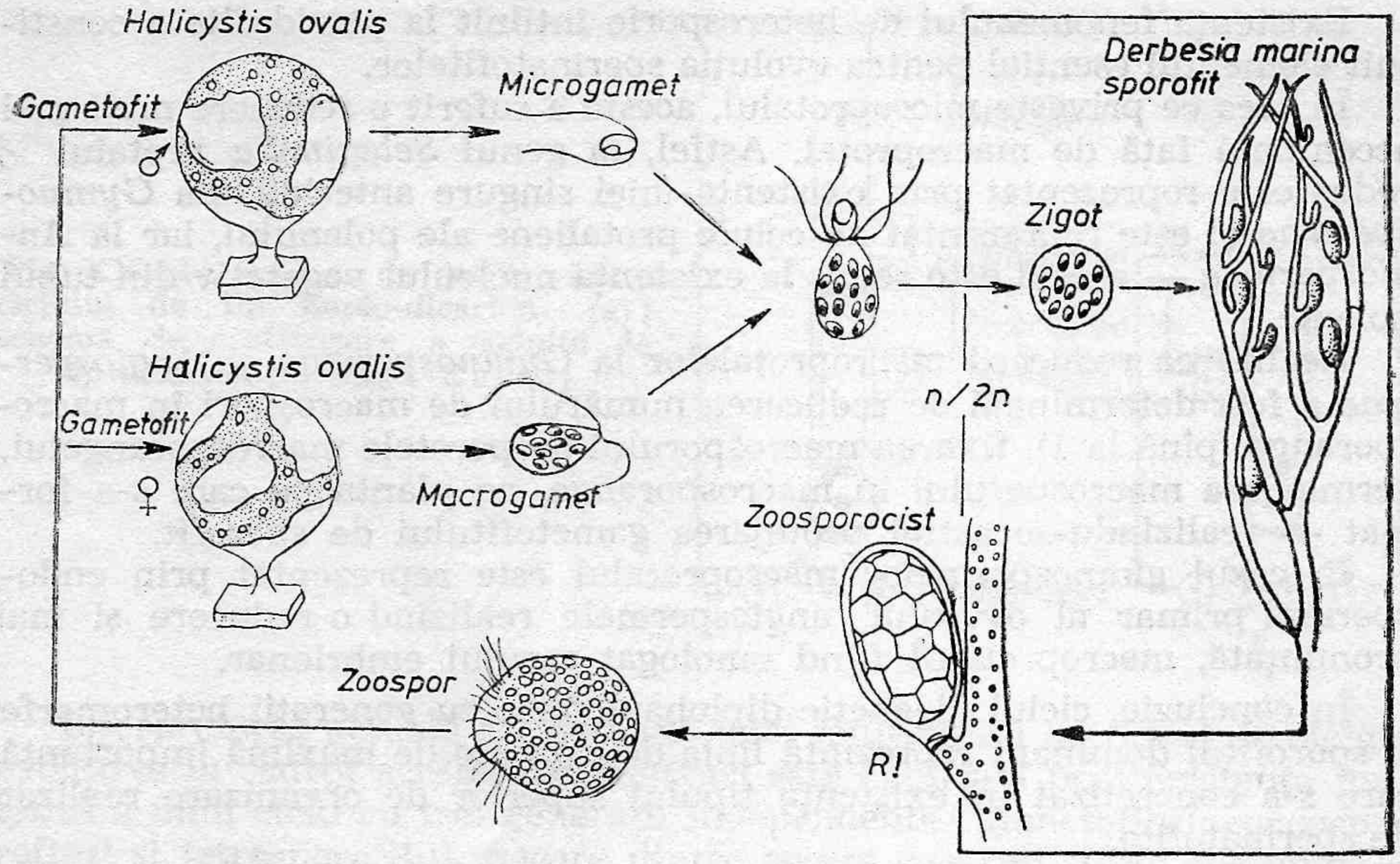


Fig. XXII.12. Ciclul de dezvoltare la *Derbesia marina* (S) și *Halicystis* ovalis (G) (după Hollenberg, Smith).

melar, dihotomic ramificat care ajunge la circa 40 cm înălțime și un sporofit redus la o formațiune lamelară de 2—4 cm lățime, descrisă inițial ca aparținînd unei plante diferite, numită *Aglaozonia*.

În cazul clorofitelor *Stigeoclonium* (fig. XXII.11) și *Acrosiphonia* se remarcă o reducere și mai accentuată a sporofitului, care este mult diferit de taluri heterotrihe gametofitice și anume la *Stigeoclonium* format dintr-un complex constituit din cîteva celule, iar la *Acrosiphonia* de o structură unicelulară de tip *Codiolum*.

b) Ciclurile digenetice diplohaplofazice cu generații heteromorfe și dezvoltare dominantă a sporofitului constituie cea mai importantă linie evolutivă care a realizat diferențierea plantelor superioare. Existente la feofite *(Laminaria)* și clorofite (*Derbesia* — fig. XXII.12) devin caracteristice pentru toate cormofitele, la spermatofite realizîndu-se o reducere foarte accentuată a gametofitului și în același timp dependența sa totală față de sporofitul dominant.

Acest tip de ciclu evolutiv realizat la feofitele de tip *Laminaria* relevă un mare grad de specializare.

Menționăm astfel, prezența unui gametofit ♂ de talie mai redusă față de gametofitul ♀, cît și existența unui stadiu analog, pteridofitelor și anume tînărul sporofit rezultat din zigot este un timp purtat de talul gametofitic ♀.

Gradul înalt de specializare realizat la acest grup de plante ca și diferențierea lor biochimică și citologică față de cormofite nu le conferă caracteristicile de probabili genitori ai plantelor superioare. Acestea nu pot fi considerate decît ca descendenți ai liniei evolutive a clorofitelor.

Pteridofitele și mai ales spermatofitele realizează etapele superioare ale evoluției regnului vegetal, caracterizate prin dezvoltarea cu precădere a sporofitului diploid, reducerea gametofitului și stabilirea unei dependențe obligatorii a acestuia de sporofit.

Existența fenomenului de heterosporie întîlnit la pteridofite a constituit elementul esențial pentru evoluția spermatofitelor.

În ceea ce privește microprotalul, acesta a suferit o reducere mult mai accentuată față de macroprotal. Astfel, la genul *Selaginella* protalul ♂ redus este reprezentat prin existența unei singure anteridii. La *Gymnospermae* el este reprezentat de celule protaliene ale polenului, iar la *Angiospermae* — acesta este redus la existența nucleului vegetativ din tubul polenic.

Realizarea reducerii macroprotalelor la *Gymnospermae* și *Angiospermae* a fost determinată de reducerea numărului de macrospori în macrosporange (pînă la 1), fixarea macrosporului de peretele macrosporangelui, germinarea macrosporului în macrosporange, pe planta pe care s-a format — realizîndu-se astfel protejarea gametofitului de sporofit.

În cazul gimnospermelor macroprotalul este reprezentat prin endospermul primar al ovulului, angiospermele realizînd o reducere și mai pronunțată, macroprotalul fiind omologat sacului embrionar.

În concluzie, ciclul digenetic diplohaplofazic cu generații heteromorfe și sporofitul dominant reprezintă linia de evoluție de maximă importanță care s-a concretizat în existența tipului superior de organizare realizat de spermatofite.

4. CICLUL TRIGENETIC DIPLOHAPLOFAZIC

Ciclul trigenetic diplohaplofazic este propriu, cu mare notă de specificitate la Încreng. *Rhodophyta*.

Alternarea celor trei generații descrisă anterior este însoțită de delimitarea în ciclul evolutiv a unei faze haploide reprezentată prin talurile gametofitice și o fază diploidă a carposporofitului și tetrasporofitului, exemplu : *Ceramium* (fig. XXII.13).

Cercetările recente au infirmat existența așa-numitelor „haplobionte“ (desfășurarea ciclului evolutiv în întregime în haplofază, zigotul fiind singura fază diploidă, cu o singură categorie de indivizi).

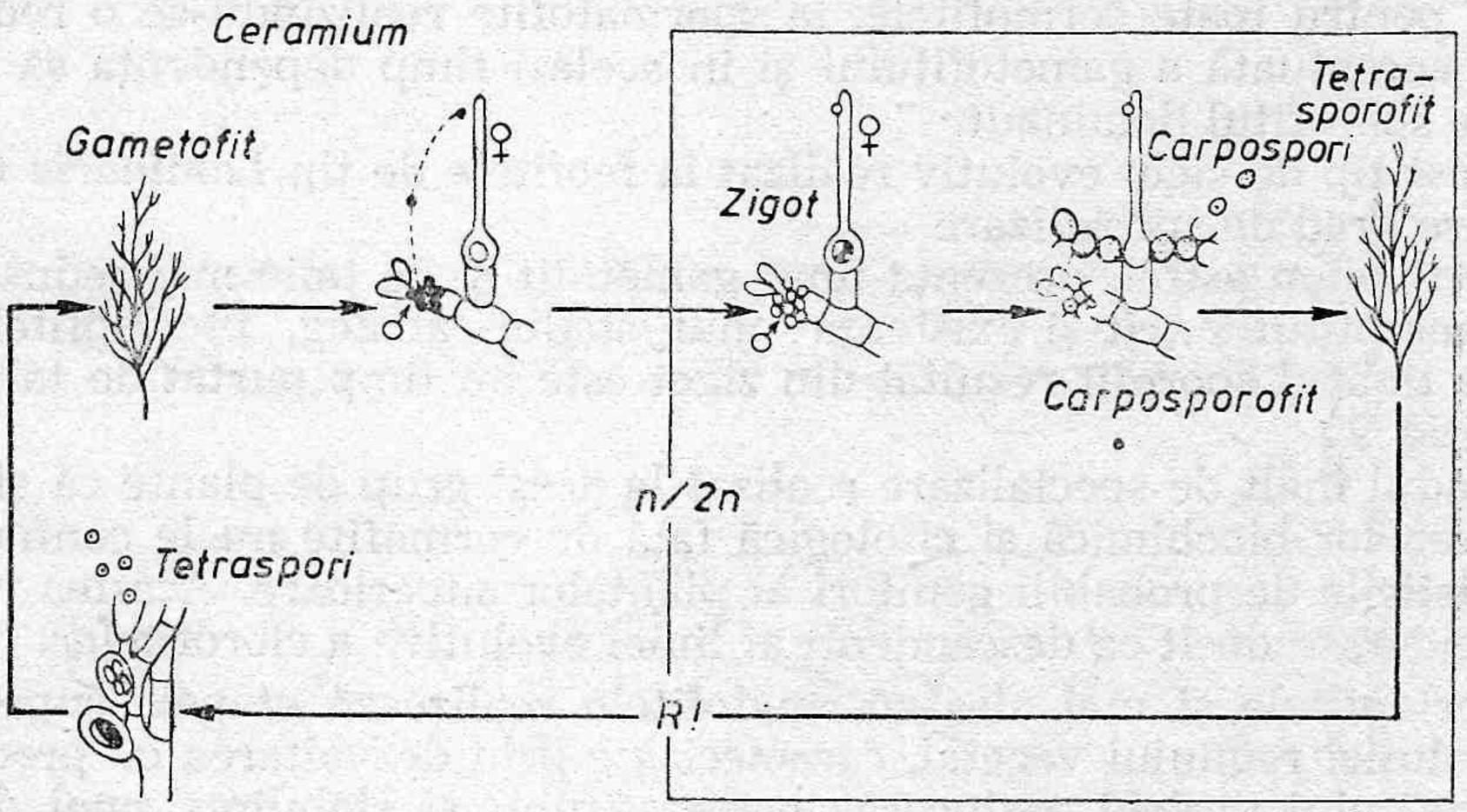


Fig. XXII.13. Ciclul de dezvoltare la genul *Ceramium* (după H a r d e r).

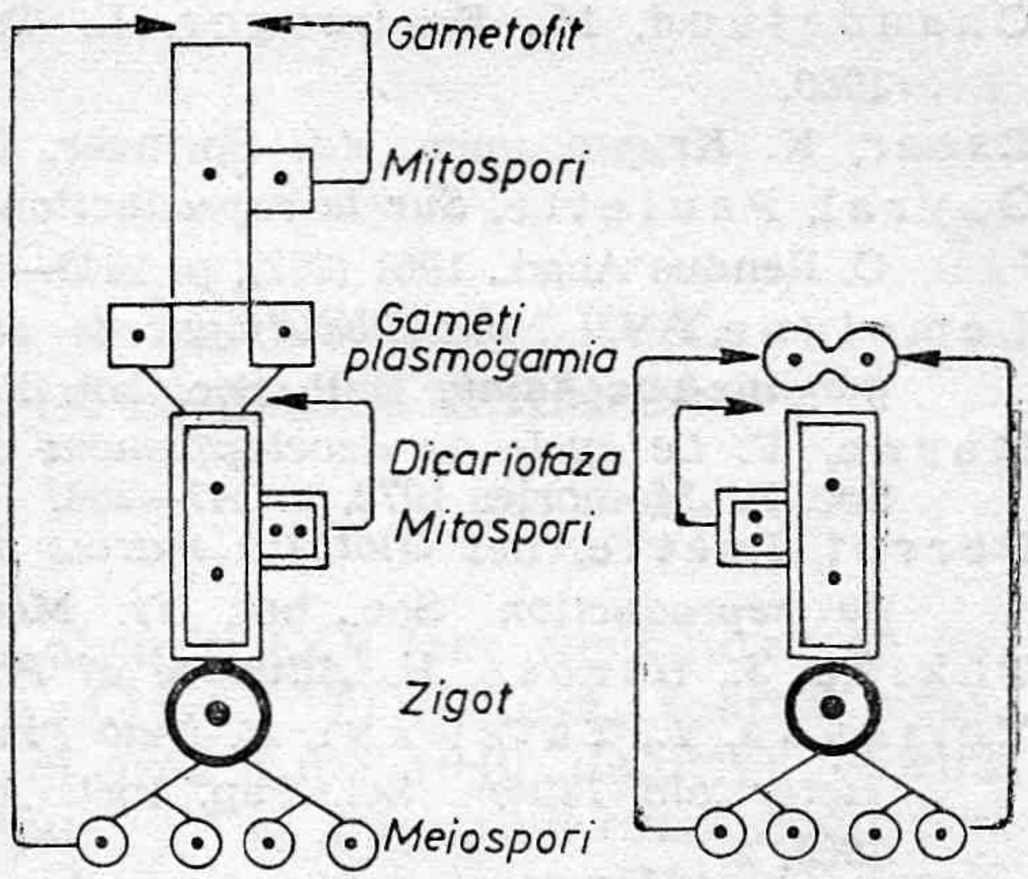


Fig. XXII.14. Schema de desfășurare a ciclului de tip haplo-dicarion (a); schema de desfășurare a ciclului de tip dicarion (b) (după E s s e r).

Interpretarea actuală a existenței unei multitudini de tipuri de cicluri evolutive în cadrul acestei încrengături este explicată prin existența ipotetică a unui ciclu cu trei generații independente : gametofitul, carposporofitul și tetrasporofitul, fiecare dintre aceste generații fiind susceptibilă de simplificări și în același timp de a se instala pe generația pe care a precedat-o.

Ramura heterotrofă reprezentată la Încreng. *Mycophyta,* pe lîngă aceste categorii de cicluri evolutive prezintă o notă de specificitate prin existența ciclurilor de tip haplo-dicarion *(Ascomycetes)* și dicarion (*Basidiomycestes :* fig. XXII.14, *a, b)* cu intercalarea unei faze dicariotice care la *Basidiomycetes* este predominantă.

În ceea ce privește derivarea principalelor tipuri, în special pentru ramura autotrofă a regnului vegetal, se poate considera că de la ciclul monogenetic haplofazic primitiv, prin ciclul digenetic diplohaplofazic cu generații isomorfe s-a ajuns la diferențierea ciclurilor monogenetice haplofazice derivate, monogenetice diplofazice și la cele digenetice diplohaplofazice cu generații heteromorfe, dintre care cea cu predominarea sporofitului a fost esențială în asigurarea evoluției plantelor.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

B h u t t a, A. A. *On the Spores (including germinating Spores) of Rhynia major Kindston et Lang.* Biologia, vol. 19. nr. 1—2, 1973, p. 47—57.

B o l d, H. C., W y n n e, M. J. *Introduction to the Algae.* Ed. Prentice-Hall, New Jersey, 1978.

B o i l l o t, A n n i e. *Cycle biologique de quelques Némalionales.* Trav. de la Station Biol. de Roscoff, t. XX. 1973.

B o t a r d, M. *Étude morphologique et cytologique d'Helminthocladia senegalensis, Némalionale nouvelle a carpotétranspores et a cycles haplodiplophasique.* Phycologia, vol. 10. nr. 4, 1971, p. 361—374.

Chaudefaud, M., Emberger, L. *Traité de Botanique.* Ed. Masson, Paris, 1960.

Esser, K. *Kryptogamen.* Ed. Springer, Berlin-Heidelberg-New York, 1976.

Gayral, Paulette. *Sur le reproduction de Monostroma obscurum (Kutz)* J. Ag. C. Rendus Acad., 1961 (252), p. 1642—1644.

Lemoigne, Y. *Nouvelles diagnoses du genre Rhynia et de l'espèce Rhynia gwynne-vaughamii.* Bull. Soc. bot. Fr., 1970 ; 117, Nr. 56, p. 307—320.

Magne, F. *Le cycle de développement des Rhodophycees et son évolution.* Bul. Soc. Fr. Mémories 1972, p. 247—268.

Perrot, Ivette. *Les Ulothrix marins de Roscoff et le problème de leur cycle de reproduction.* Soc. bot. Fr. Mém. 1972, p. 67—74.

Tokida, J., Hirose, H. *Advance of Phycology in Japan.* Jena, 1975.

Yamanda, Y., Tatewaki, A. *New Findings on the life History of Monostroma zostericola Tilden.* Sci. Pap. Inst. Algolog. Res., Fac., Sci. Holkkaido Univ. 1965, 2.

XXIII. REDUCEREA CO_2 ȘI TRANSFORMAREA ENERGIEI LUMINOASE ÎN ENERGIE CHIMICĂ

Proprietatea plantelor verzi de a absorbi CO_2 (aer flogisticat) se cunoaște de peste 200 de ani (J. Priestley, 1771)[1], însă „soarta" acestuia în fotosinteză a putut fi precizată abia după 1940, datorită folosirii în investigații a CO_2 marcat cu izotopul $^{14}C^*$ și a tehnicii cromatografice.

Tehnica de lucru, foarte minuțioasă, se rezumă la următoarele : materialul vegetal (inițial *Chlorella* sau *Scenedesmus*), ce fotosintetizează într-un mediu înbogățit în CO_2 normal, este supus brusc la un aport de $^{14}CO_2$ și omorît apoi în metanol fierbinte, la intervale scurte de timp (fig. XXIII.1) ; din el se fac extracții în diferiți solvenți și se cromatografiază, decelîndu-se astfel substanțele radioactive fotosintetizate în timpul respectiv (fig. XXIII.1).

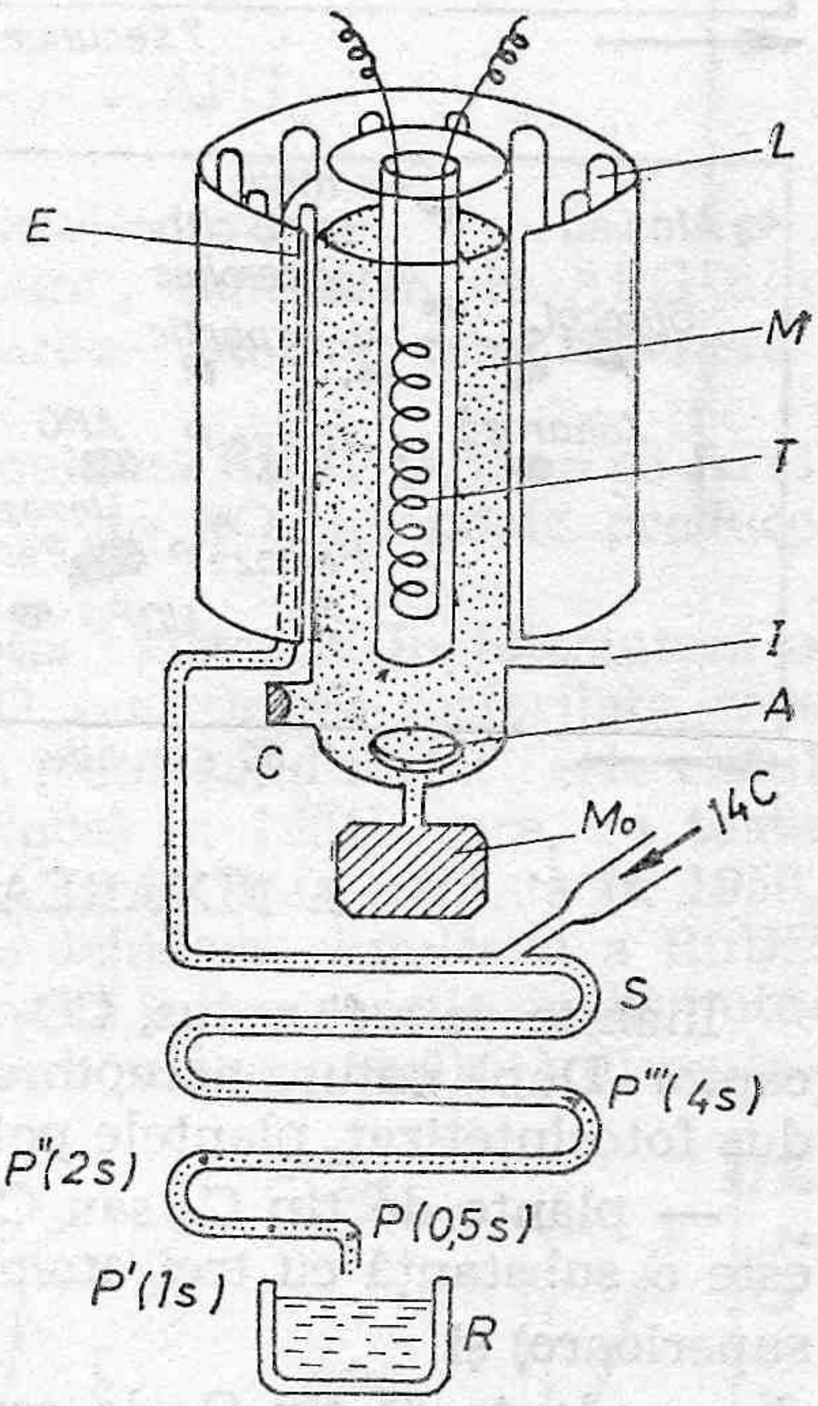


Fig. XXIII.1. Schița aparatului de cultură cu densitate constantă a lui Calvin (P. Binet și J. P. Brunel).

Cultura de alge este plasată între doi cilindri verticali formînd un manșon — M de 7,5 mm lățime. Apa din manșon este ținută la temperatură constantă printr-un termostat — T. Prin tubul — I vine soluția nutritivă și bule de aer bogate în CO_2 (4%), care asigură nutriția algelor și barbotarea suspensiei ; în plus, un agitator A rotit de către un motor electromagnetic — Mo evită depunerea algelor pe pereți. Tubul de evacuare — E permite îndepărtarea excesului de suspensie, culeș într-un recipient — R, ce conține etanol fierbinte care omoară imediat celulele. Lumina este asigurată prin 8 lămpi fluorescente — L ce dau o intensitate luminoasă de 30 000 lucși. O celulă fotoelectrică — C comandă automat evacuarea unei părți din cultură, odată cu introducerea în M a unei noi cantități de mediu de cultură, cînd suspensia de alge devine prea deasă. În serpentină — S viteza de scurgere a suspensiei este constantă (57 cm/s). Prin punctele — P, P′, P″, P‴ se introduce $H^{14}CO_3^-$ — dizolvat în apă. După punctul ales scurgerea suspensiei și fotosinteza durează încă o fracțiune de secundă pînă la cîteva secunde.

---

[1] Joseph Priestley, chimist englez, descoperitorul oxigenului (aer deflogisticat) și a fotosintezei în 1771. Pentru experiențele sale, prin care a arătat proprietatea plantelor (menta) de a „purifica" aerul „stricat" prin arderea unei lumînări, a primit medalia de aur Copley din partea Societății Regale de chimie din Londra (1773).

* Izotopul radioactiv ^{14}C, cu perioadă de înjumătățire de 6000 de ani, a fost descoperit de către S. Rueben și M. Kamen.

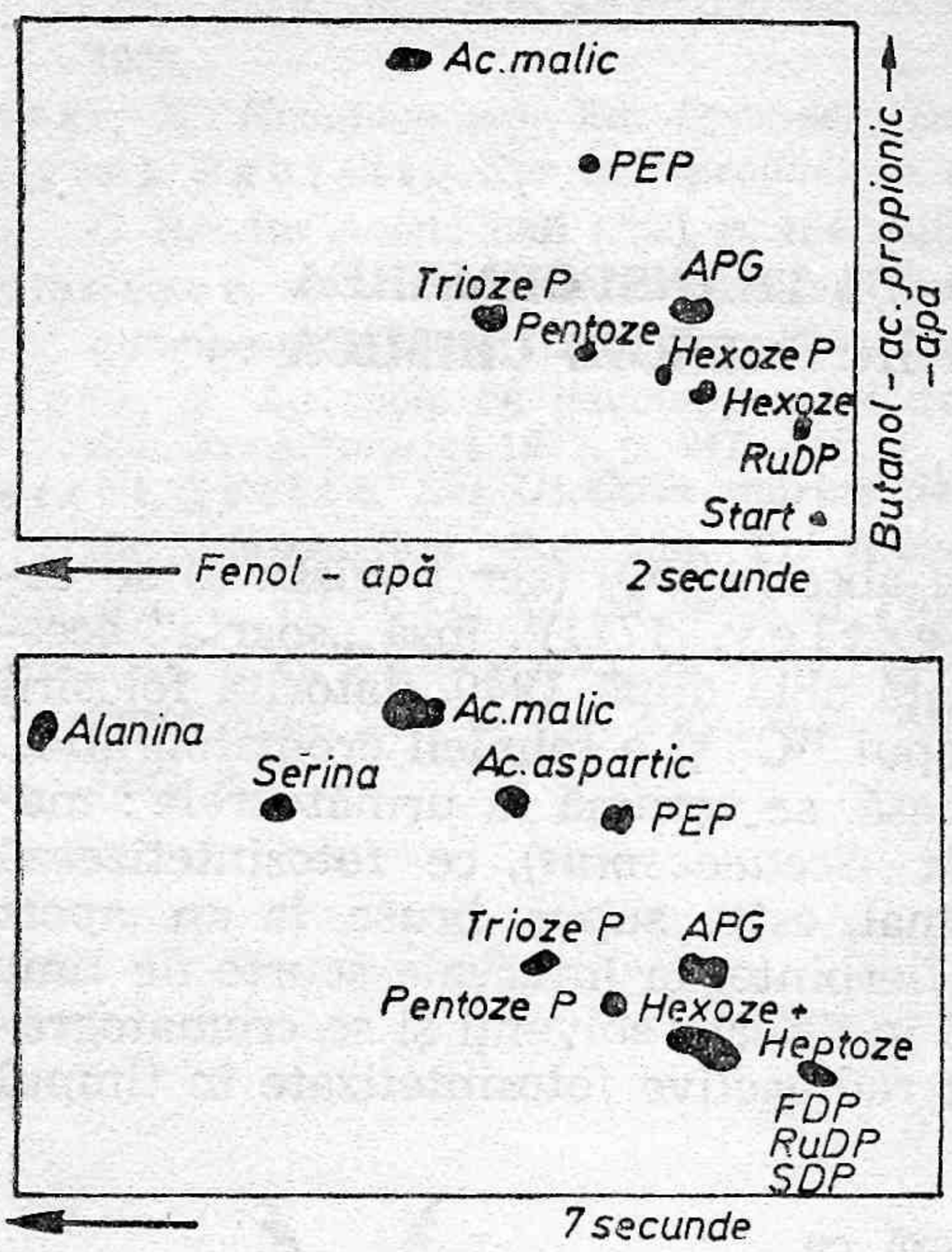


Fig. XXIII.2. Radioautofotografiile produșilor fotosintezei la *Chlorella pyrenoidosa* după 2,7 și 60 secunde de expunere la lumină și cu $NaH^{14}CO_3$ (Calvin și colab., 1957) PEP : ac. fosfoenolpiruvic ; APG : ac. fosfogliceric ; FDP : fructoză-1,6-difosfat ; RuDP : ribuloză 1,5-difosfat ; SDP : sedoheptuloza 1,7-difosfat ; UDPG uridin-difosfat-glucoză ; APG : acid fosfoglieric.

1. FIXAREA CO_2 PE UN ACCEPTOR

Înainte de a fi redus, CO_2 este fixat, prin carboxilare, de către un acceptor. După natura acceptorului, care determină specificul primului produs fotosintetizat, plantele pot fi clasificate în două grupe :

— plante de tip C_3 sau Calvin, la care primul produs al fotosintezei este o substanță cu trei atomi de carbon (alge și majoritatea plantelor superioare) și

— plante de tip C_4, la care primul produs este o substanță cu patru atomi de carbon ; acestea, la rîndul lor, se împart în plante de tip Hatch și Slack[1] și de tip CAM (Crasulacean acid metabolism=metabolismul acid de la *Crassulaceae*).

---

[1] M. D. Hatch și C. R. Slack, fiziologi australieni care au elucidat, în 1966, un nou ciclu de fixare a CO_2, care le poartă numele : ciclul fotosintetic al lui Hatch și Slack.

1.1. **În cazul plantelor de tip C_3.** După circa 5 secunde de expunere la $^{14}CO_2$ petele radioactive obținute prin cromatogramă sînt puține ; autoradiografia arată 3 substanțe principale : acidul fosfogliceric (APG), acidul fosfoenolpiruvic (PEP) și acidul malic (MAL). 87% din izotopul ^{14}C este conținut în APG ; dacă timpul de contact cu ^{14}C este mai mic, procentul acestuia în APG este și mai mare. Deci prima substanță *marcată*, sintetizată în fotosinteză, este acidul fosfogliceric, la care numai carbonul funcției carboxilice este radioactiv :

$$CH_2—O—P—CHOH—C^*OOH.$$

Asta arată că, C^*O_2 este foarte repede încorporat într-o moleculă organică acceptoare, printr-un proces de carboxilare. Privitor la natura acestui acceptor au existat două ipoteze :

— acceptor cu 2 atomi de carbon (pornind de la faptul că prima substanță marcată are trei carboni) respectiv acidul glicolic $CH_2OH—COOH$ (Ochoa și Lipmann). Ipoteza a fost repede abandonată din motivul principal că aportul acestui acid nu determină niciodată stimularea fotosintezei ;

— acceptor cu 5 atomi de carbon, respectiv ribuloza 1,5-difosfat (RuDP), care, sub acțiunea carboxidismutazei, fixează o moleculă de CO_2 și una de apă trecînd, pentru un timp foarte scurt, într-un produs intermediar cu 6 atomi de carbon (neizolat încă) ce se hidrolizează apoi în două molecule de acid fosforic (Rackner, 1955) :

$$RuDP \xrightarrow[\text{carboxidismutază}]{CO_2+H_2O} 2\ APG.$$

Această ipoteză este confirmată prin următoarele dovezi :

— în prezența CO_2, dar în absența luminii, cantitatea de APG din celule crește, în timp ce RuDP dispare deoarece nu mai este regenerat (fig. XXIII.3) ;

— în absența CO_2, dar la lumină, se acumulează RuDP în timp ce APG dispare, deoarece ribuloza difosfat neputînd fixa CO_2 nu poate produce acid fosfogliceric (v. fig. XXIII.3).

Aceste două constatări au dus la concepția existenței în fotosinteză a unui ciclu în care RuDP stă la originea APG, iar triozele fosforilate, care rezultă după reducerea CO_2, stau la originea ribulozei difosfat : este ciclul fotosintetic al lui M. Calvin (premiul Nobel în 1961), care, cu toate obiecțiile aduse, a rămas virtual neschimbat de la linia schițată în 1950.

Mecanismul intim de fixare a CO_2 și de scindare simultană a RuDP în 2 APG (fără intermediarul lui Rackner) constă într-o reacție de dismutație, catalizată de către RuDP-carboxilază (carboxidismutază). O dismuta-

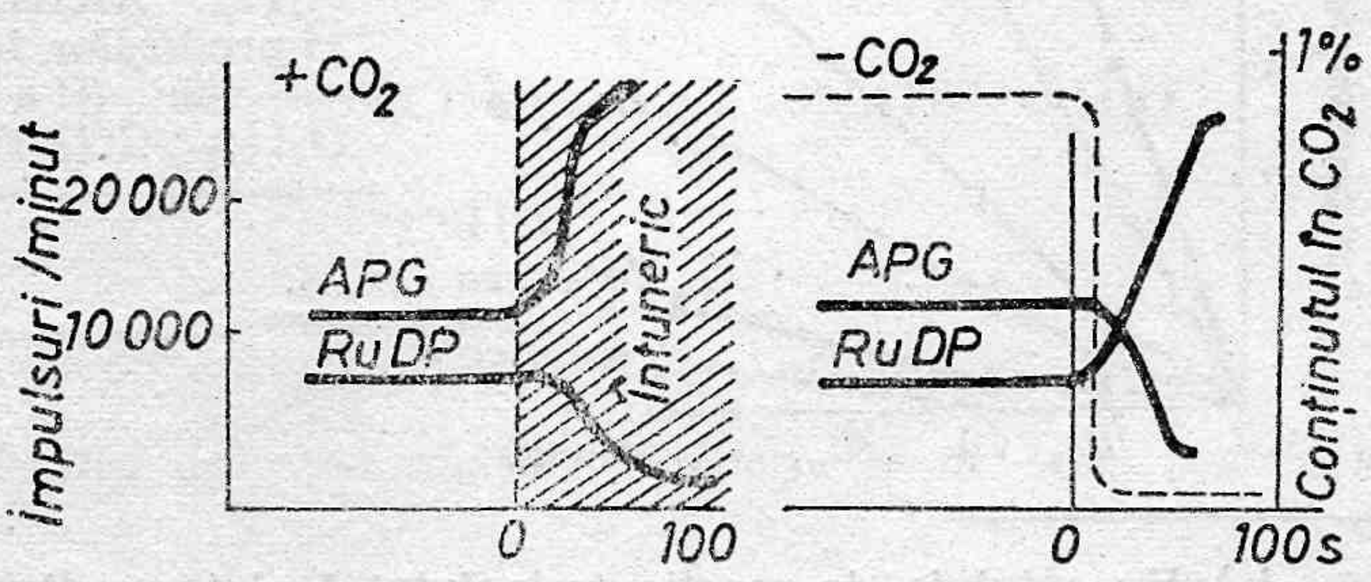
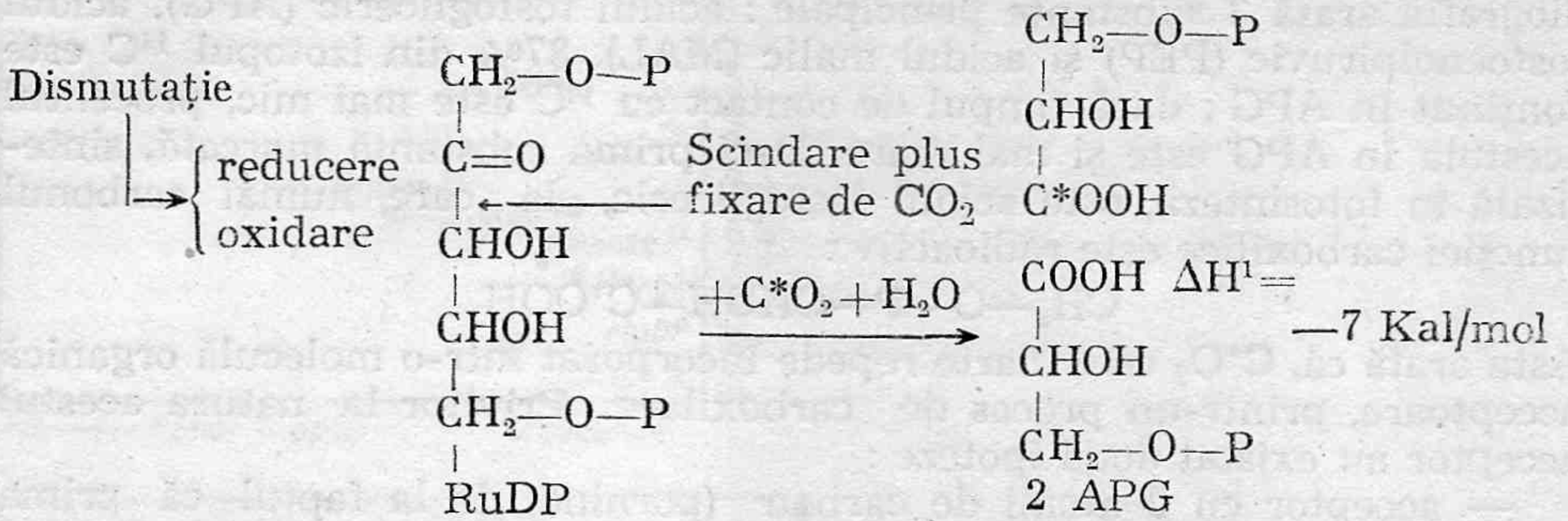


Fig. XXIII.3. Variațiile concentrației de ribulozo 1,5-difosfat (RuDP) și acid fosfogliceric (APG) la *Chlorella* la lumină și întuneric, în prezența și absența CO_2 (J. A. Bassham și M. Calvin, 1957).

C * — carbon radioactiv.

ție rezidă în reducerea unei funcții a unei substanțe prin oxidarea unei alte funcții ale aceleiași substanțe :



1.2. **În cazul plantelor de tip. C_4.** S-a arătat (M. D. Hatch și C. R. Slack, 1966) că, la trestia de zahăr, după o expunere de 1—2 secunde la $^{14}CO_2$, 93% din radioactivitate se găsește în acizii malic și aspartic și nu în APG ; acesta apare în secundele următoare ca un produs intermediar între cei doi acizi, pe de o parte și hexoze, pe de altă parte (fig. XXIII.4). S-a impus astfel concluzia că CO_2 absorbit trece mai întîi prin malat și asparat, înainte de a intra APG și abia în cele din urmă în glucide.

Prin urmare, la această plantă primul produs al fotosintezei nu mai este o substanță cu trei atomi de carbon (APG), ci cu 4 atomi de carbon : acidul malic și aspartic. Acest fapt, găsit inițial și la porumb (H. Kortshac, C. E. Hartt și G. O. Burr, 1965), iar ulterior la o serie de alte plante monocotiledonate și dicotiledonate, are asemănare cu metabolismul acid de la *Crassulaceae* și alte „suculente".

La aceste plante, de tip C_4, acceptorul *primar* al CO_2 este fosfoenolpiruvatul (acidul fosfoenol piruvic=*PEP*), care apare, de asemenea, printre primele substanțe marcate (v. fig. XXIII.2). Acesta trece în oxalacetat (acidul oxal acetic=*AOA*), printr-un proces de β-carboxilare, sub acțiunea PEP-carboxilazei. AOA este foarte instabil trecînd imediat, fie în acid malic (malat=*MAL*) — prin reducere (sub acțiunea NADPH+H$^+$ —

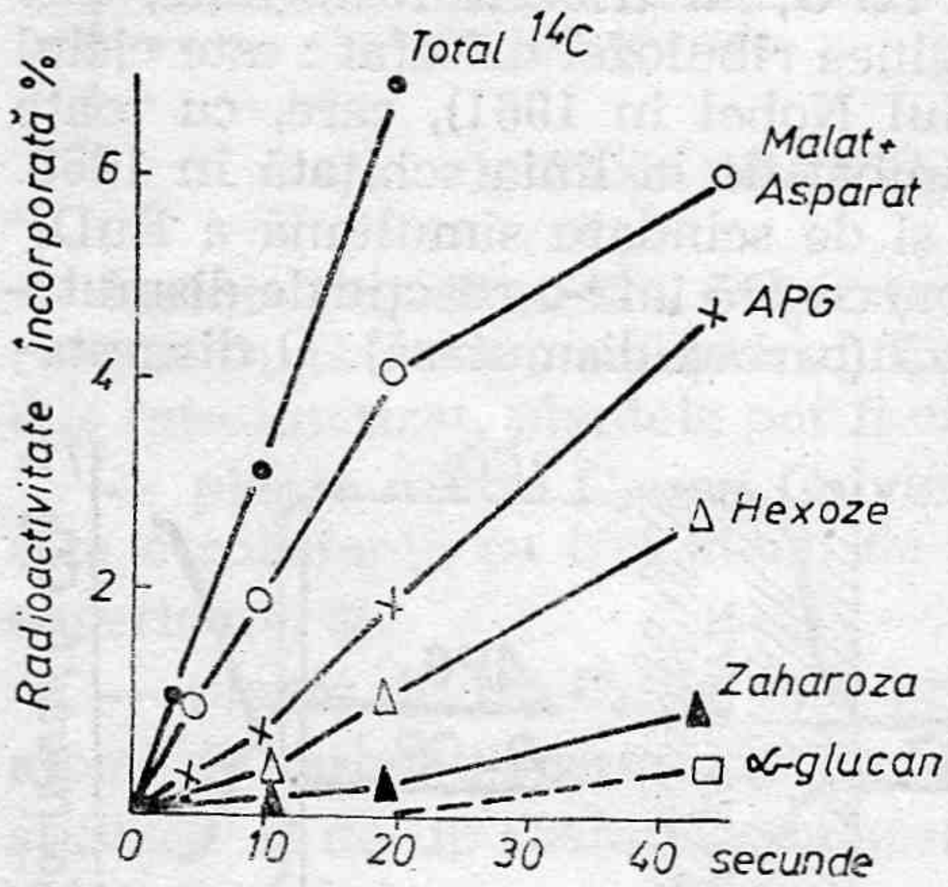
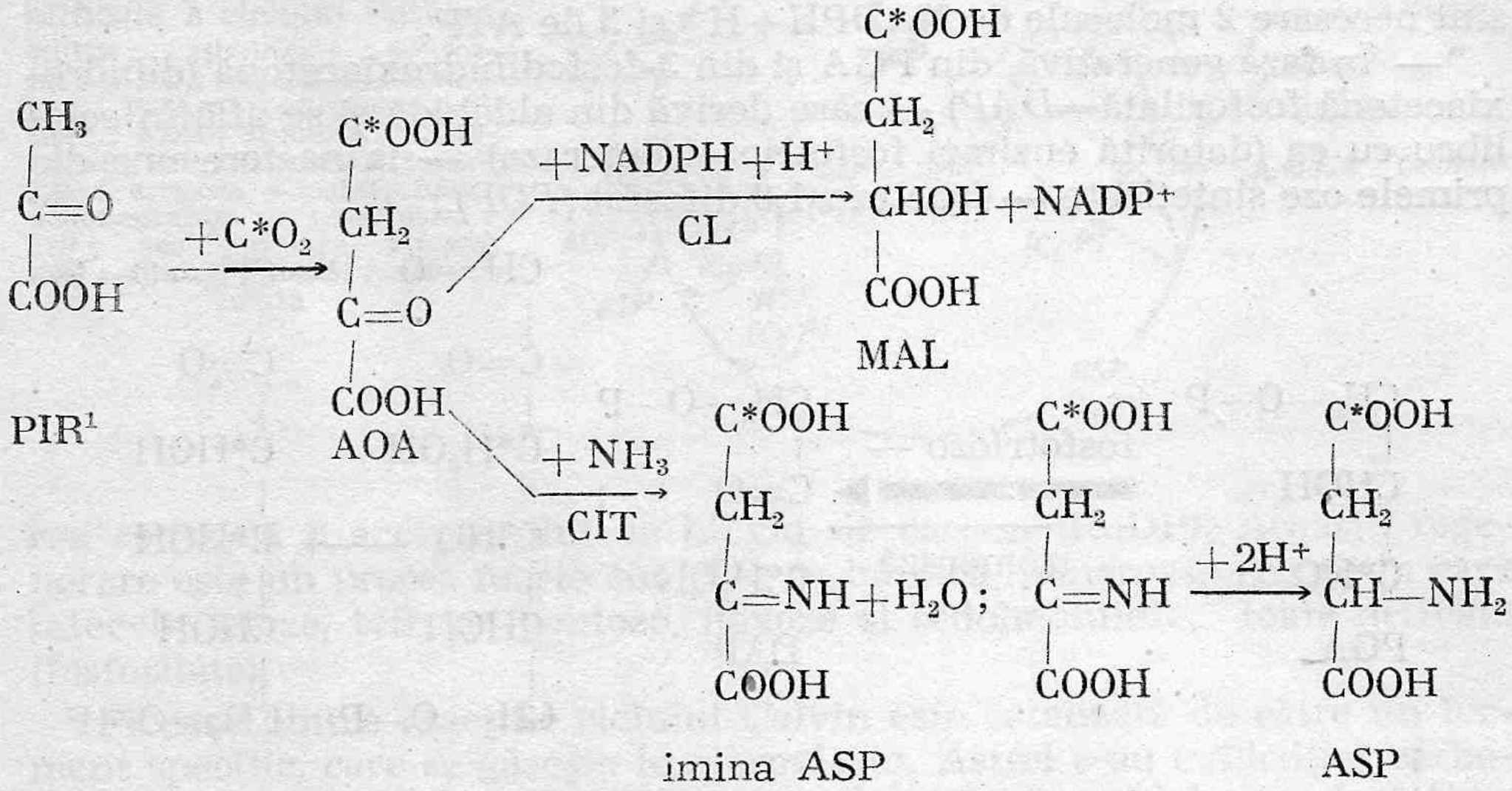


Fig. XXIII.4 Intensitatea marcării produșilor fotosintezei la trestia de zahăr (Hatch și Slack, 1966).

[1] Δ H : entalpia de reacție (principiul I al termodinamicii). Reacțiile exoergice au Δ H= — ; cele endoergice au Δ H=+.

C * — carbon radioactiv.

malatdehidrogenazei din cloroplaste=*CL*), fie în acid aspartic (aspa-rat=*ASP*) — prin aminare reductivă (sub acțiunea asparataminotransfe-razei din citoplasmă=*CIT*) :



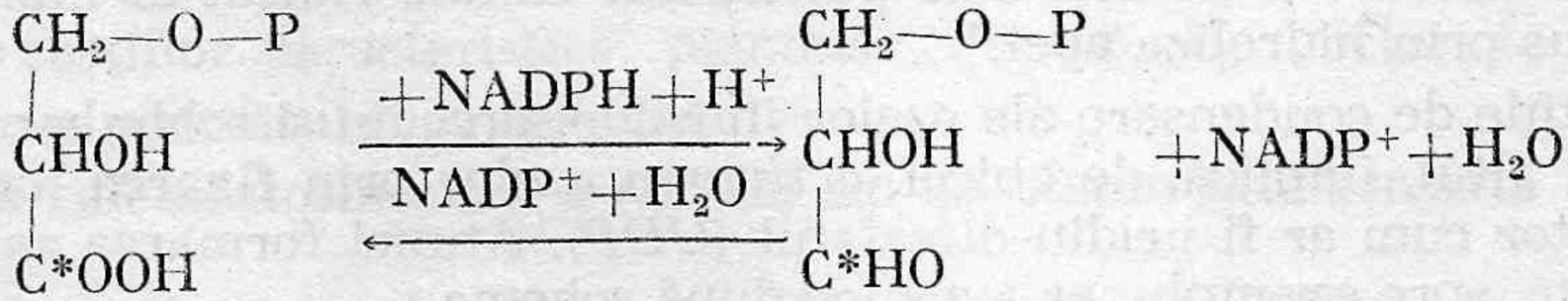
2. REDUCEREA CO_2 FIXAT ȘI ANABOLISMUL GLUCIDIC

După fixarea pe un acceptor[2] bioxidul de carbon este redus, în faza de întuneric a fotosintezei, de către „puterea reducătoare a celulei", ($NADPH+H^+$ și ATP), care este sintetizată în faza de lumină.

2.1. **În cazul plantelor de tip C_3.** Reducerea CO_2 are loc în ciclul Calvin, care se poate împărți convențional în 3 faze : carboxilativă, re-ductivă și generativă.

— În faza carboxilativă se formează acidul fosfogliceric ca *prim produs* al fotosintezei, a cărui grupare carboxilică conține CO_2 fixat de către difosfatul ribulozei.

— În faza reductivă carboxilul APG-ului este imediat redus de către $NADPH+H^+$ în fosfogliceroaldehidă (*PGA*) adică într-o trioză fosforilată :



APG PGA

---

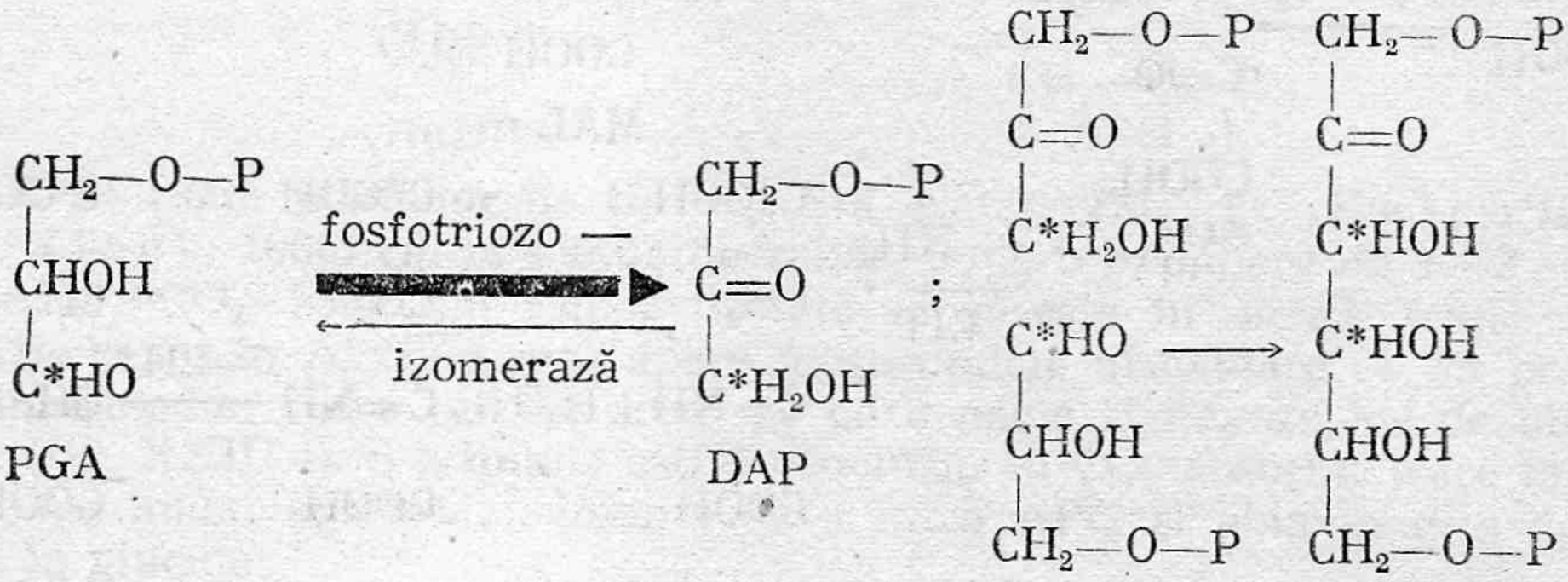
[1] PIR = acid piruvic. Pentru ușurarea relațiilor se pornește de la el, nu de la PEP cum este în realitate.

C * — carbon radioactiv.

[2] Prin carboxilare primară în cazul plantelor de tip C_3, sau secundară în cazul celor de tip C_4.

În această reducere intervine și energia furnizată de către ATP, deoarece potențialul redox al $NADPH+H^+$, care este de —0,32 ev, nu este suficient pentru reducerea CO_2, care necesită un potențial redox de —0,4 ev. În general, pentru reducerea unei molecule de CO_2 în această cale fotosintetică, sînt necesare 2 molecule de $NADPH+H^+$ și 3 de ATP.

— În faza generativă, din PGA și din 3-fosfodihidroxiacetonă (dihidroxiacetonă fosforilată=*DAP*) — care derivă din aldehidă și se află în echilibru cu ea (datorită enzimei fosfotriozoizomeraza) — ia naștere una din primele oze sintetizate — fructozo-1,6 difosfat *(FDP)*:



Din această hexoză ia naștere fructoza 6-fosfat (*F6P*), apoi imediat glucoza 6-fosfat *(G6P)* ce trece, prin izomerizare în glucoză 1-fosfat *(G1P)* și de aici, prin condensare, în amidon, celuloză etc. Fructozele fosforilate constituiesc deci baza de plecare către alte glucide. Astfel se pot forma foarte rapid primele molecule de oze libere (nefosforilate) : fructoza, glucoza, manoza, galactoza, precum și de ozide ca : zaharoza, amidonul, celuloza, inulina, etc.

Fructozo-1,6 difosfat *(FDP)* este utilizată, pe de o parte, pentru diferitele sinteze (zaharuri, proteine și grăsimi), iar pe de altă parte dă naștere unor mono și difosfați de monozaharide, care se transformă reciproc prin echilibre enzimatice rapide, constituind un ciclu. Unul din termenii acestui ciclu este difosfatul de ribuloză (*RuDP*), cu rol în fixarea CO_2 ; un altul este difosfatul de sedoheptuloză (SDP). Toți acești difosfați de aldoze și cetoze se condensează și se decondensează aldolic[1], prin echilibre de felul : $C_7+C_3=2\ C_5$ sau $C_3+C_6=C_4+C_5$ (fig. XXIII.5).

Forța motoare a ciclului este potențialul chimic ridicat al hidrogenului produs prin hidroliza apei.

Reacțiile de condensare ale ozelor în ozide, precum și schimbarea unui zahăr cu altul, implică, de obicei, *activarea* ozelor prin fixarea lor pe un transportor cum ar fi uridin-difosfatul (*UDP*). Atunci formarea zaharozei fosforilate, spre exemplu, ar avea loc după schema :

$$UDPG + \text{Fructoză 6-P} \longrightarrow UDP + \text{Zaharoză-P}$$

Ciclul Calvin reprezintă, din punct de vedere cantitativ, calea cea mai importantă de reducere a CO_2 în fotosinteză și are loc cu regenera-

[1] Aldolii se obțin prin condensarea aldehidelor.
C * — carbon radioactiv.

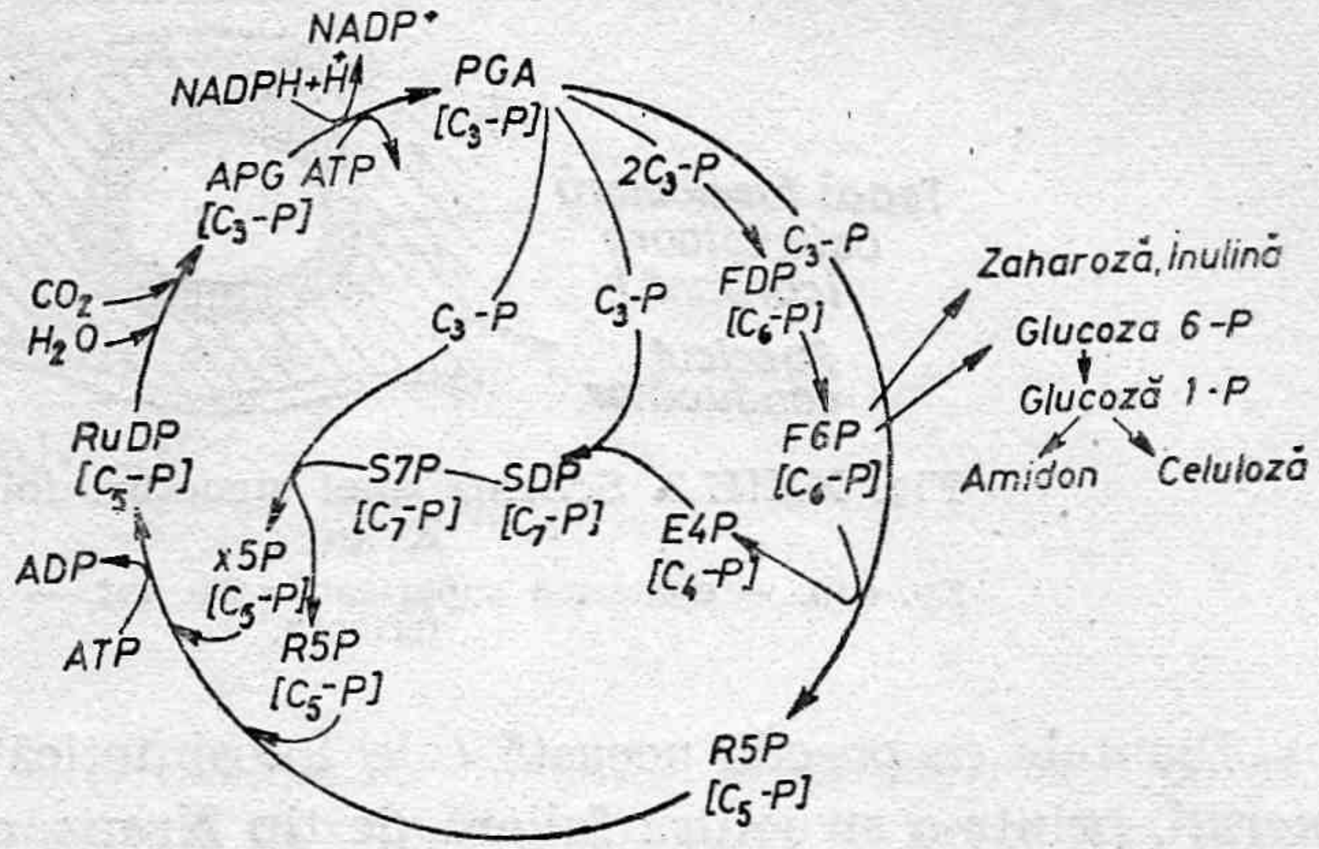


Fig. XXIII.5. Schema simplificată a ciclului Calvin : RuDP : ribuloza 1,5-difosfat ; APG : acidul fosfogliceric : PGA : fosfogliceroaldehida : FDP : fructoza 1,6-difosfat ; F6P : fructoza 6 fosfat; E4P : eritroza 4-fosfat; SDP : sedoheptuloza 1,7-difosfat ; S7P ; sedoheptuloza 7-fosfat R5P : riboza 5-fosfat ; x5P-xiluloza

rea continuă a acceptorului de bioxid de carbon (RuDP). Această regenerare este un proces foarte complex ce implică numeroase reacții în care intervin trioze, tetroze, pentoze, hexoze și sedoheptuloze, toate activate (fosforilate).

Fiecare dintre reacțiile ciclului Calvin este catalizată de către un ferment specific, care se găsește în cloroplaste. Astfel s-au evidențiat carboxidismutaza, fosfotriozoizomeraza, transcetolaza, aldolaza, fosfataza, fosfopentozoizomeraza etc.

2.2. **În cazul plantelor de tip C_4.** Reducerea propriu-zisă are loc tot în ciclul Calvin, însă după carboxilarea *secundară* a RuDP cu CO_2 *intern* transferat de la acidul malic sau aspartic.

2.2.1. *La plantele de tip Hatch și Slack.* Calea fotosintetică este formată din 4 reacții specifice : 1) fosforilarea acidului piruvic în forma enol (datorită fosfoenolpiruvatsintetazei) ;

2) carboxilarea acidului fosfoenolpiruvic (datorită PEP-carboxilazei) cu formare de acid oxal-acetic (*AOA*), care — funcție de natura plantei — trece imediat, prin reducere, în acid malic (MAL) *predominant* (porumb, trestia de zahăr, unele plante ierboase etc.) sau, prin aminare, în acid aspartic *(ASP) predominant (Panicum miliaceum, Amaranthus retroflexus* etc.) ;

3) transcarboxilarea de la diacizii cu C_4 la RuDP ;

4) formarea a două molecule de acid fosfogliceric, care intră apoi în ciclul reacțiilor caracteristice plantelor de tip C_3 (ciclul Calvin), cu eliberarea piruvatului ce reia ciclul.

Deci calea fotosintetică a acestui tip de plante este formată din două cicluri :

— ciclul lui Hatch și Slack pînă la carboxilarea *secundară* a RuDP, cu regenerarea piruvatului ca acceptor primar al CO_2 și

— ciclul lui Calvin cu regenerarea RuDP ca acceptor primar al CO_2.

Prin urmare, primul ciclu fixează bioxidul de carbon din mediu doar pentru a-l ceda celui de al doilea ciclu fotosintetic.

Nevoile energetice ale acestei căi fotosintetice sînt ceva mai ridicate : 4 molecule de ATP și două de $NADPH+H^+$ per o moleculă de CO_2 redusă.

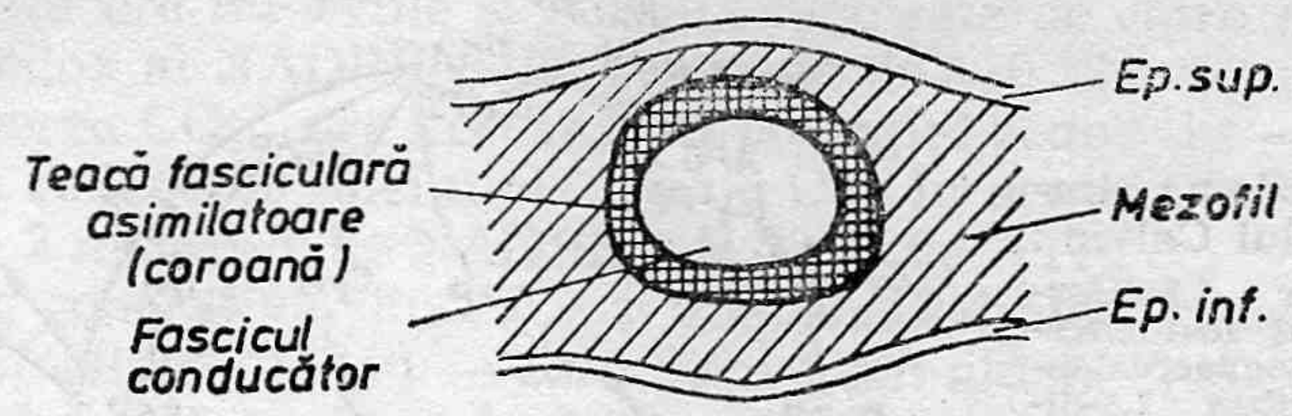


Fig. XXIII.6. Schema unei structuri foliare de tip Kranz :
Ep. sup. — epidermă superioară ; Ep. inf. — epidermă inferioară.

Plantele ce posedă această cale fotosintetică se caracterizează, *în general*[1], printr-o structură foliară de tip Kranz, cu două țesuturi asimilatoare (fig. XXIII.6) :

— un mezofil clorofilian propriu-zis și

— o teacă fasciculară asimilatoare (coroană) în jurul fasciculelor conducătoare.

Între cloroplastele din mezofil și cele din teacă există unele deosebiri ultrastructurale și citologice.

Calea fotosintetică de tip Hatch și Slack se caracterizează prin două carboxilări *separate spațial* (fig. XXIII.7).

— cea *primară* utilizează CO_2 din mediu și este catalizată de către PEP-carboxilază în *mezofil ;*

— cea *secundară* utilizează CO_2 *intern* din malat sau asparat și este catalizată de către RuDP-carboxilaza (carboxidismutază) în celulele tecii fasciculare.

Decarboxilarea diacizilor cu C_4, în teaca fasciculară, poate avea loc :

— la speciile care sintetizează în mezofil *preponderent malat* prin enzima malică (dependentă de $NADP^+$ și localizată în cloroplaste), care cata-

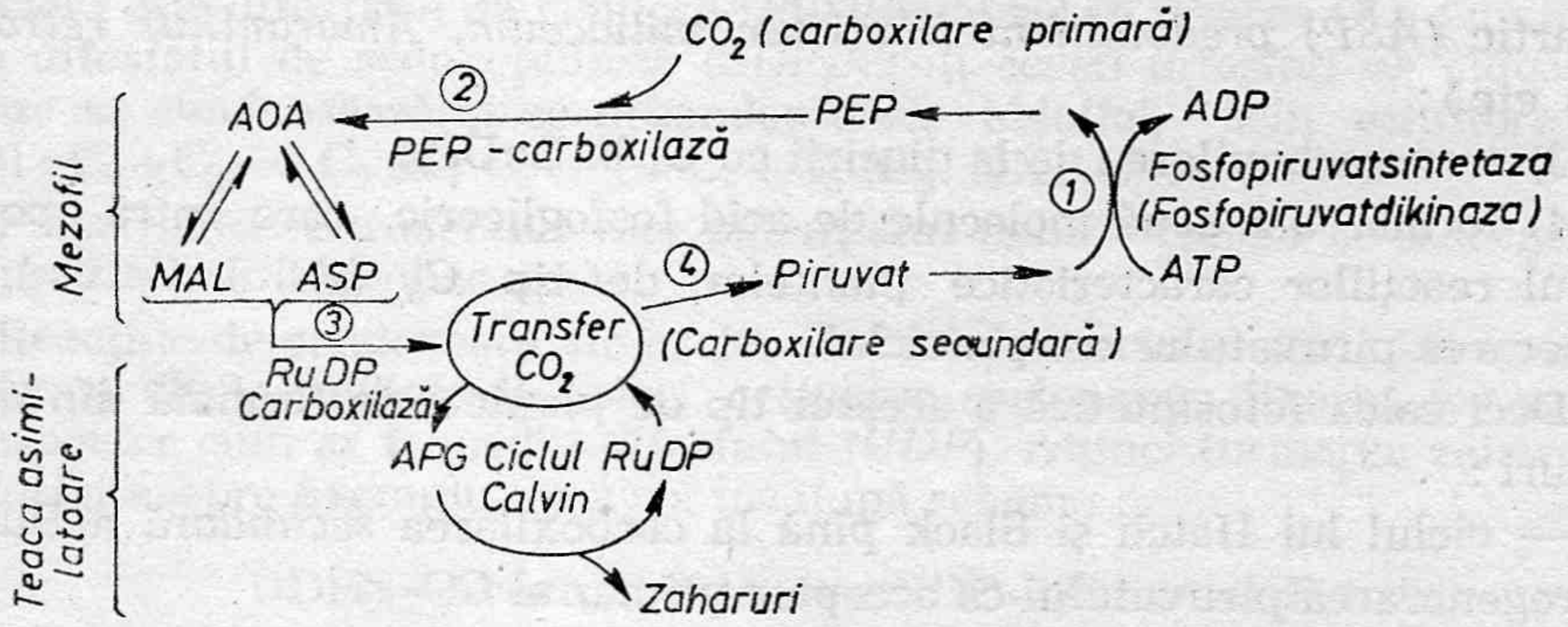
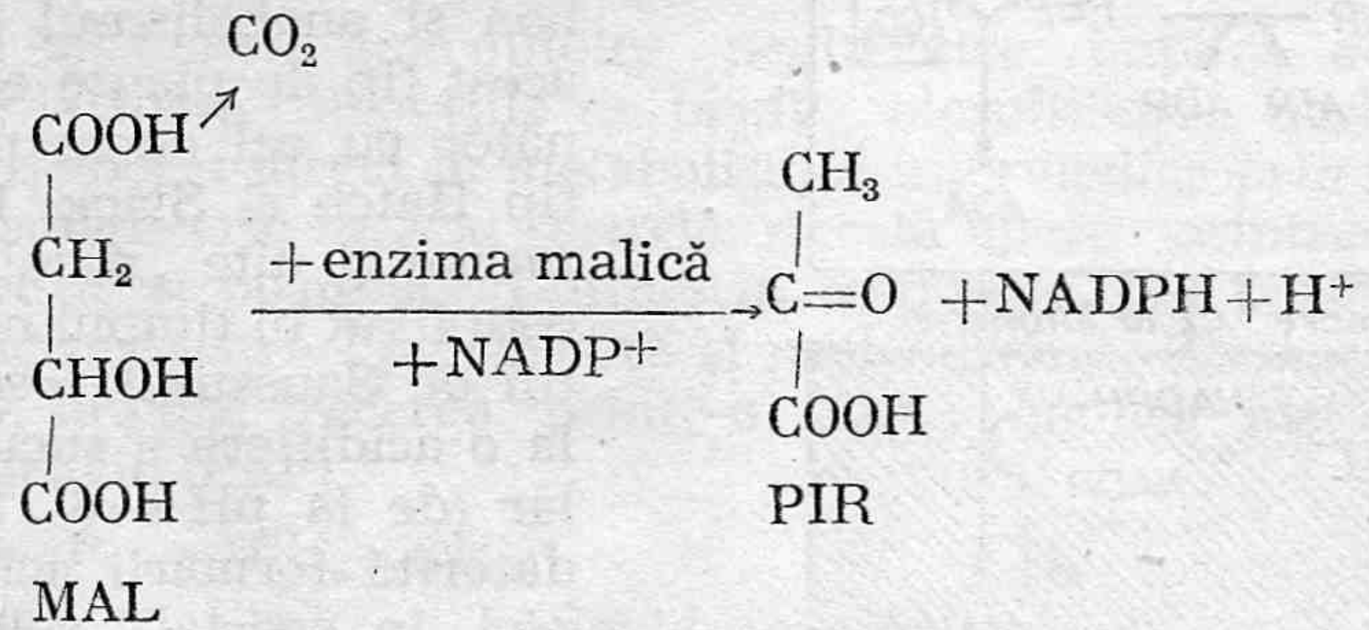


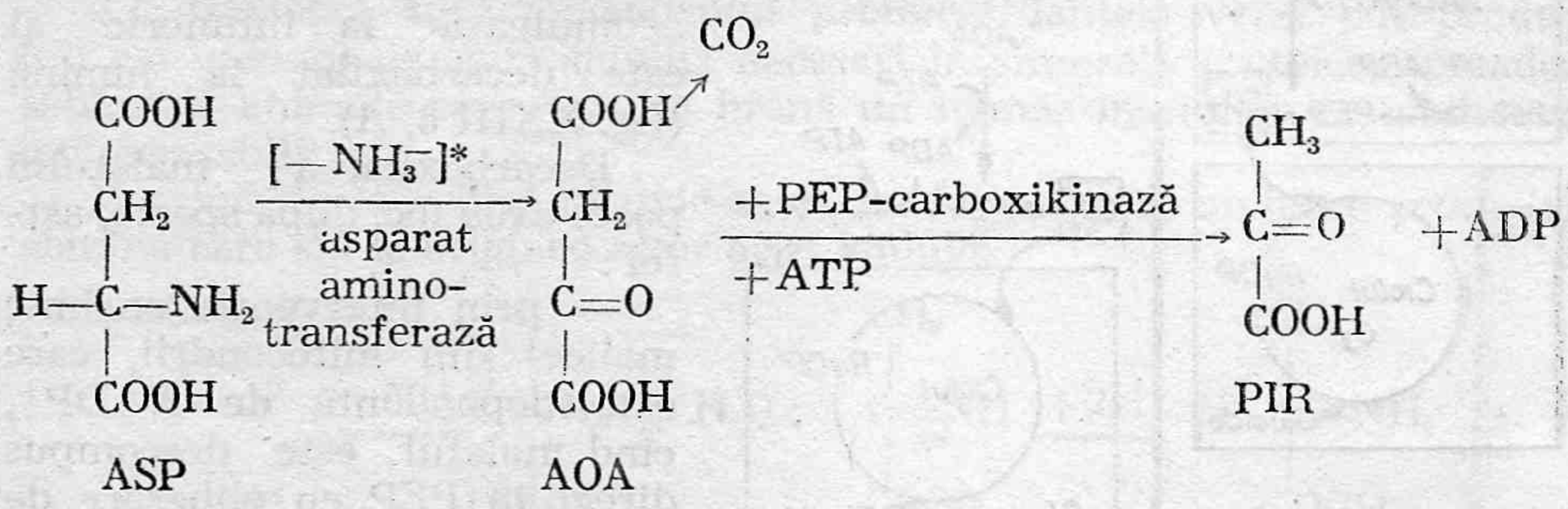
Fig. XXIII.7. Schema căii fotosintetice de tip Hatch și Slack.

[1] Unele plante cu anatomie de tip Kranz posedă calea fotosintetică de tip C_3 *(Panicum milioides)*, iar altele, cu anatomia frunzei obișnuită, calea de tip C_4 *(Suaeda monoica).*

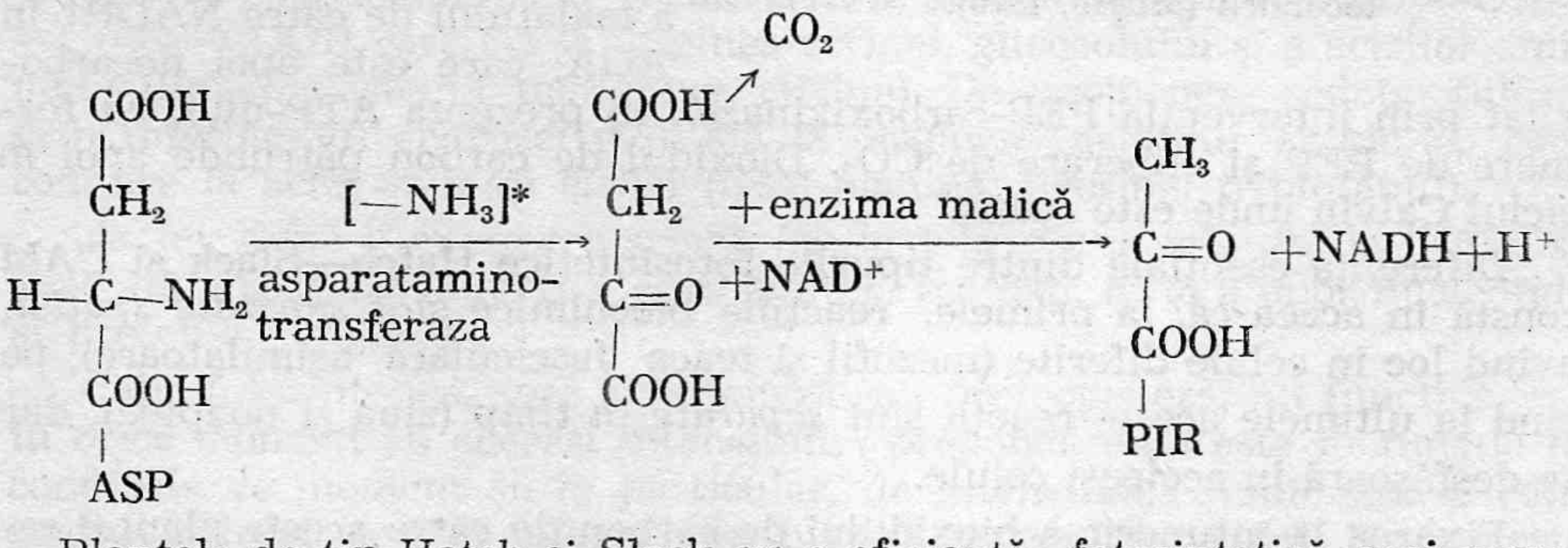
lizează decarboxilarea malatului eliberînd piruvatul și reducînd $NADP^+$ la $NADPH+H^+$ (porumb, trestia de zahăr) ;



— la unele specii care sintetizează în mezofil *preponderent asparat* prin PEP-carboxikinază (localizată în citoplasmă), care, în prezența ATP, catalizează decarboxilarea oxal-acetatului (după dezaminarea asparatului) cu eliberarea piruvatului (catalizată de asparataminotransferază) și trecerea ATP în ADP (*Panicum maximum, Chloris gayana* etc.).



— la alte specii, care sintetizează de asemenea *preponderent asparat*, printr-o altă enzimă malică (dependentă însă de NAD^+ și localizată în mitocondrii) care catabolizează decarboxilarea oxalacetatului (după dezaminarea asparatului prin asparataminotransferază) eliberînd piruvatul și reducînd NAD^+ la $NADH+H^+$ (*Panicum miliaceum, Amaranthus edulis* etc.).



Plantele de tip Hatch și Slack au o eficiență fotosintetică mai mare decît plantele de tip C_3**, deoarece PEP-carboxilaza are o afinitate sporită pentru CO_2 (comparativ cu RuDP-carboxilaza de la plantele de tip C_4), avînd o viteză de carboxilare de 15 ori mai mare.

---

* Reacția simplificată.

** Exemplu : trestia de zahăr produce 32—37 g substanță organică/m^2zi în timp ce napul (tip C_3) numai 6 g/m^2/zi.

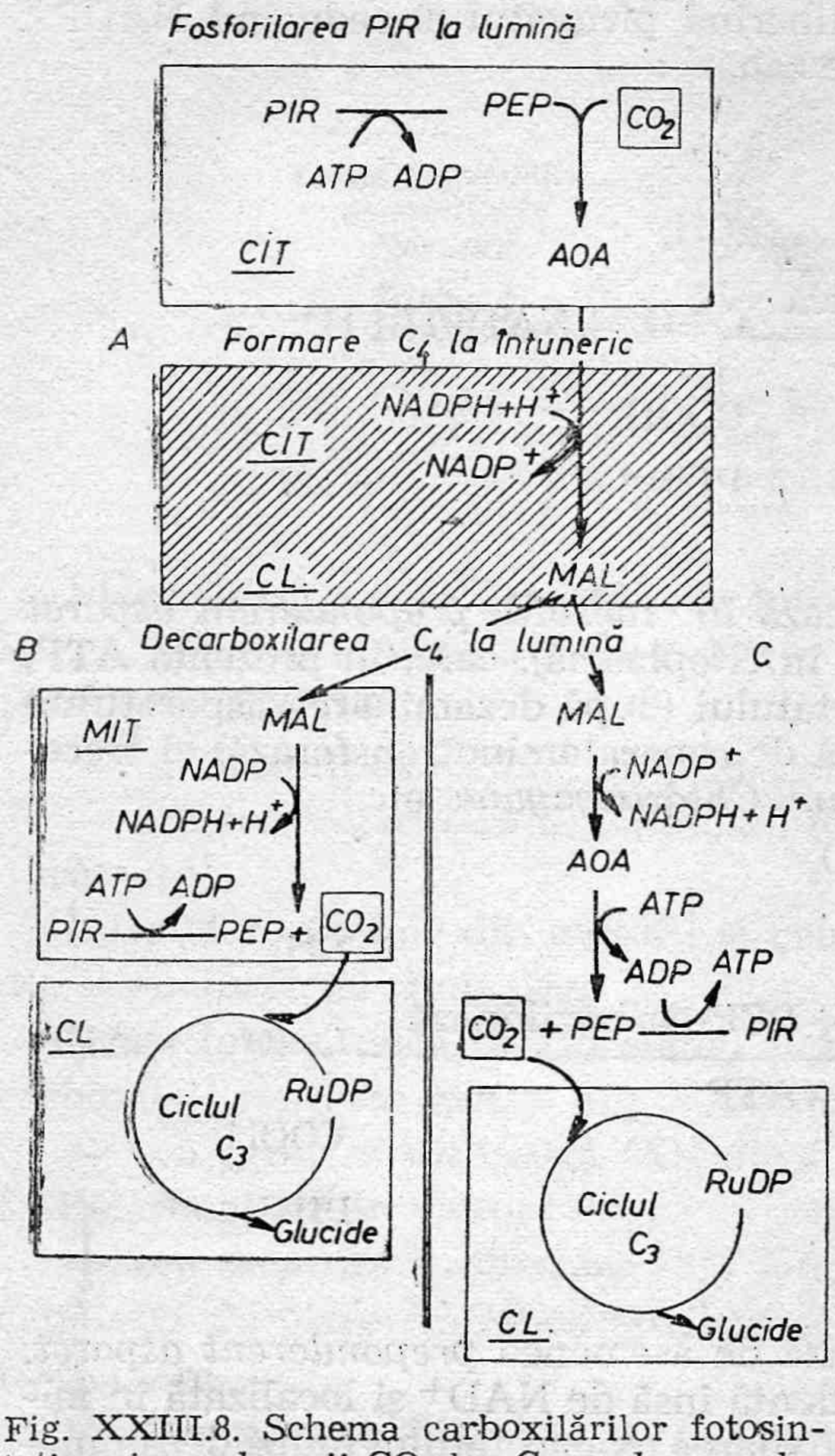


Fig. XXIII.8. Schema carboxilărilor fotosintetice și a reducerii CO_2 la *Crassulaceae*; localizarea probabilă a diferitelor reacții CIT : citoplasma ; CL : cloroplast ; MIT : mitocondril (*Moyse*, 1976).

2.2.2. La plante de tip CAM

Reducerea bioxidului de carbon și anabolismul glucidic la acest tip de plante este asemănător cu cel de la plantele de tip Hatch și Slack. La *Crassulaceae* și alte „suculente", CO_2 este fixat în timpul nopții (efectul de Saussure) ceea ce duce la o acidifiere a sucului vacuolar (de la pH = 6 la pH = 4) datorită formării acizilor organici, în special acidul malic ; ziua, aceștia ies din vacuole și trec în mitocondrii unde sînt decarboxilați. Reacția de fosforilare a piruvatului are loc numai la lumină, iar malatul se acumulează la întuneric și este decarboxilat la lumină (fig. XXIII 8, *A*).

Decarboxilarea malatului poate avea loc, după specie, astfel :

— prin intervenția enzimei malice[1] din mitocondrii, care este dependentă de $NADP^+$, cînd malatul este descompus direct în PEP cu eliberare de CO_2, ce este apoi fixat de către RuDP și redus pînă la glucide în ciclul Calvin (v. fig. XXIII. 8, B) ;

— prin oxidarea prealabilă a malatului de către $NADP^+$ în AOA, care este apoi decarboxilat prin intervenția PEP-carboxikinazei, în prezența ATP-ului, cu formare de PEP și eliberare de CO_2. Dioxidul de carbon pătrunde apoi în ciclul Calvin unde este redus.

Diferența esențială dintre tipurile fotosintetice Hatch—Slack și CAM constă în aceea că, la primele, reacțiile biochimice sînt *separate spațial*, avînd loc în celule diferite (mezofil și teaca fasciculară asimilatoare), pe cînd la ultimele aceste reacții sînt *separate în timp* (ziua și noaptea), dar se desfășoară în aceleași celule.

Fixarea la întuneric a bioxidului de carbon de către aceste plante[2] reprezintă o adaptare pentru supraviețuirea în medii aride, unde, pentru economisirea apei, stomatele sînt închise ziua.

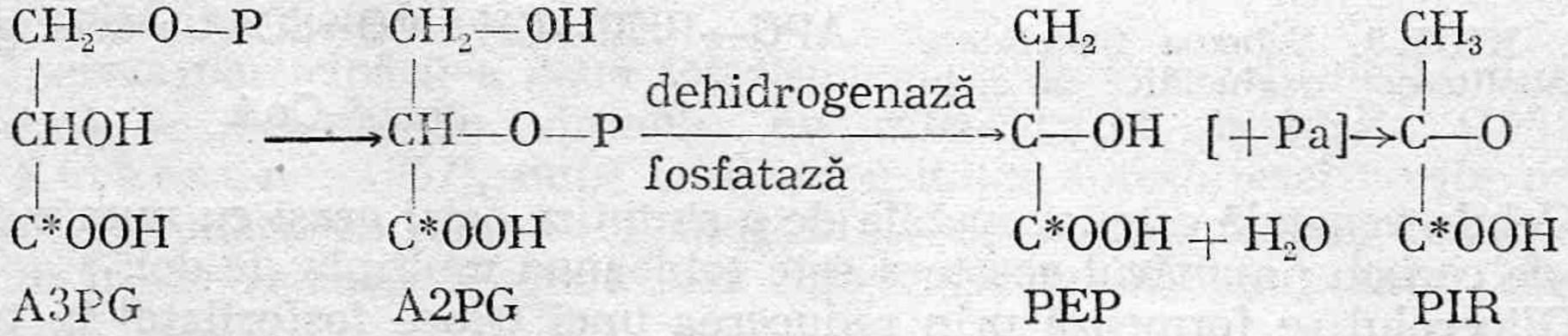
---

[1] Sînt mai multe forme de enzime malice conținute în speciile de tip CAM și repartizate în citoplasmă, mitocondri și cloroplaste ; ele sînt în general dependente de $NADP^+$.

[2] *Agave americana* este o plantă CAM tipică.

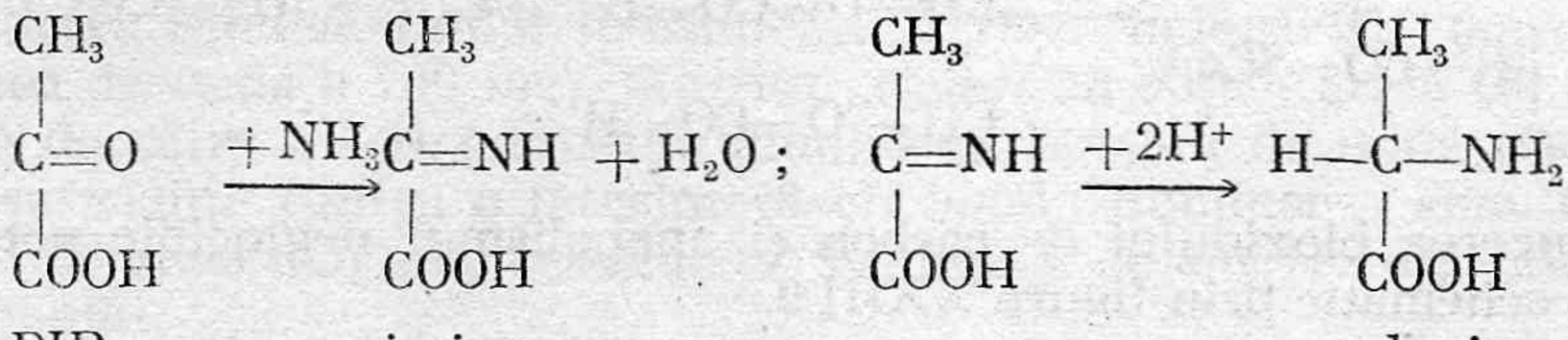
3. REDUCEREA CO_2 ȘI ANABOLISMUL NEGLUCIDIC

Sinteza primară a anabolitelor neglucidice implică aceleași reacții biochimice la toate categoriile de plante clorofiliene : carbonul asimilat poate fi încorporat direct în metabolismul intermediar prin transformarea acidului fosfogliceric în acid piruvic. Acesta apare printre primele substanțe marcate și poate servi direct în respirație, sau poate reprezenta o cale de răscruce către lipidogeneză și proteogeneză. Formarea lui, plecînd de la APG, implică trecerea printr-o formă enolică instabilă — acidul fosfoenolpiruvic (PEP) :



3.1. **Devierea spre anabolismul proteic.** Plantele verzi pot produce toți cei vreo 20 de acizi aminici necesari în sintezele proteice, spre deosebire de animale care iau din hrană un număr însemnat de aminoacizi indispensabili.

Pornind de la acidul piruvic se poate forma, prin aminare reductivă, alanina care stă la originea altor acizi aminici :



sau, prin carboxilare și aminare, via AOA, se formează acid aspartic, cum s-a arătat deja.

Acidul piruvic mai poate fi convertit în acid hidroxipiruvic CH_2—OH—C=O—COOH care stă la originea serinei, glicocolului și a acizilor aminici sulfurați (cisteina, metionina, cistina). De asemenea, sedoheptuloza, prin intermediul eritrozei (C_4), stă la originea acidului shikimic, care conduce la acizi aminați ciclici (fenil-alanina, tirosina, triptofanul).

Astfel, după o expunere scurtă (de la 1 la cîteva minute) la $^{14}CO_2$, se constată apariția a numeroși acizi aminici marcați, ca și a unor nucleotide și proteine complexe.

Căile fotosintetice, spre glicogeneză sau proteogeneză, nu funcționează în orice moment cu aceeași intensitate : preponderența este în funcție de condițiile de moment și, în particular, de intensitatea luminoasă și conținutul celulei în azot mineral. În lumină puternică ciclul Krebs este inhibat, încît fotosinteza efectuează exclusiv sinteze glucidice ; în lumină slabă sau mijlocie ciclul Krebs funcționează : acizii cetonici apar și ca urmare se sintetizează acizii aminici corespondenți.

3.2. **Devierea spre anabolismul lipidic.** În unele condiții, mai ales la alge, peste 30—35% din C* se găsește în lipide, în special în

---

C * — carbon radioactiv.

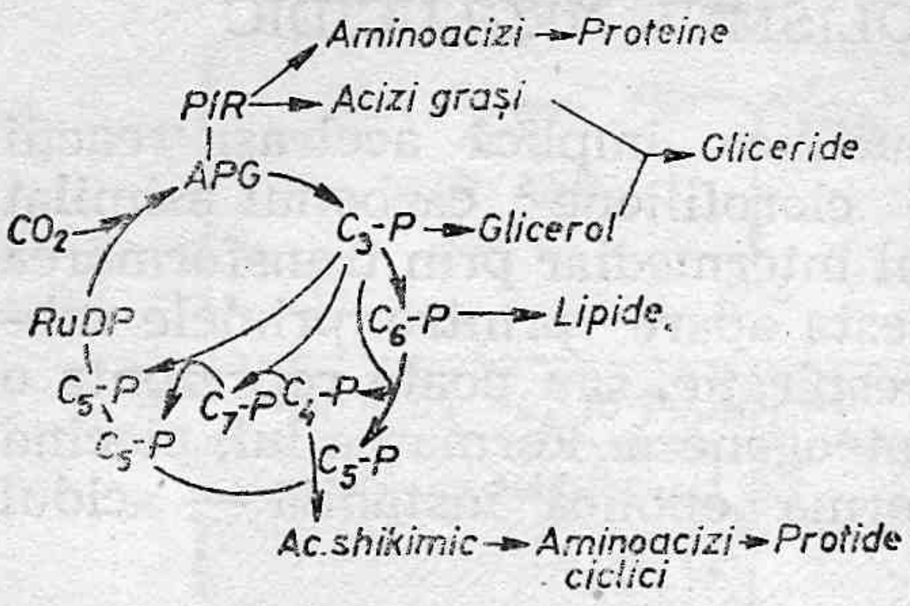


Fig. XXIII.9. Schema fotosintezei metabolitelor neglucidice în ciclul Calvin.

gliceride. Anabolitele cele mai eficace în sinteza lipidelor sînt, în primul rînd, acetații, apoi fructoza și glucoza. Acetații constituie o răscruce în metabolismul glucidic și cel lipidic, deoarece piruvatul (PIR), născut din APG, poate fi transformat în acetil-CoA, fotosinteza acizilor grași avînd loc după schema :

$$APG \rightarrow PEP \rightarrow CH_3-CO-SCoA \rightarrow \text{acid gras}$$

acetil-CoA

Celula vegetală este incapabilă de a sintetiza acizi grași cu număr impar de carbon ; numărul acestora este totdeauna multiplu de doi.

Glicerolul se formează prin reducerea unei trioze fosforilate[1] în triol prin intermediul $NADPH+H^+$ și ATP. Formarea trigliceridelor, spre exemplu, se realizează obligatoriu prin reacția dintre glicerina activată (CDP-glicerol) și acizi grași activați (R—Co—SCoA) :

$$\begin{array}{l} \text{CDP—glicerol} \\ \quad + \\ 3R—CO—SCoA \end{array} \longrightarrow \begin{array}{l} CH_2—O—CO—R \\ | \\ CH—O—CO—R' \\ | \\ CH_2—O—CO—R'' \end{array} + CDP + 3HS—CoA$$

Reducerea bioxidului de carbon și anabolismul neglucidic pot fi rezumate schematic prin figura XXIII.9.

4. TRANSFORMAREA ENERGIEI LUMINOASE ÎN ENERGIE CHIMICĂ

Procesul constă în sinteza „puterii asimilatoare a celulei“ (D. I. Arnon, 1955) și are loc în așa-zisa fotofosforilare, cînd energia luminoasă, care determină fotoliza apei, se acumulează în două substanțe chimice macroergice — $NADPH+H^+$ și ATP. Acești „acumulatori de energie“, determinînd ulterior reducerea CO_2, transmit energia lor metaboliților organici ce se sintetizează și în care energia luminoasă se găsește acumulată sub formă de energie chimică potențială.

Fotofosforilarea, care corespunde fazei de lumină a fotosintezei, poate avea loc :

1) fără degajare de oxigen, în fotofosforilarea ciclică și

2) cu degajare de oxigen, în fotofosforilarea aciclică.

1) În fotofosforilarea ciclică *același electron*, care a fost expulzat prin excitarea „centrului de reacție“ a fotosistemului, se reîntoarce la starea „fundamentală“, după desexcitarea sa de-a lungul unei punți de transportori (cofactori nefotosensibili) ; deplasarea electronului este deci ciclică.

[1] Activată și transportată sub formă de citidin-difosfat-glicerol (CDP-glicerol).

2) În fotofosforilarea aciclică „golul" rămas în centrul de reacție, după expulzarea electronului, nu mai este ocupat de către acesta (după deenergizare) ci de către electronul eliberat de către oxigenul rezultat din fotoliza apei.

La alge și la plantele superioare, procesele de fotofosforilare se realizează în două reacții de lumină cu participarea celor două sisteme fotochimice : SF I și SF II (G. G i n k e l, 1975). Fiecare dintre ele posedă cîte un „centru de reacție" („centru activ"), reprezentat prin „specia" de clorofilă a P_{706} pentru SF I și clorofila a 673 pentru FS II[1].

Centrul de reacție funcționează ca o pompă de electroni energizați, ca urmare a energiei primită de la clorofilele „antene" (colectoare), precum și a excitării moleculelor proprii.

Ipoteza participării a două fotosisteme, cu două reacții de lumină, se bazează pe rezultatele obținute de către L. R. B l i n k s (1952) și R. E m e r s o n (1957), după care intensitatea fotosintezei crește dacă :

— iluminării cu radiații de lungimi de undă mai scurte, îi urmează iluminări cu radiații de undă mai lungi (peste 680 nm). Este *„efectul Blinks"* ;

— iluminării cu radiații de undă mai lungi îi corespunde *simultan* iluminări cu lungimi de undă mai scurtă (sub 680 nm). Este „efectul Emerson" sau „efectul de relansare a fotosintezei", care presupune necesitatea excitării *simultane* a Chl. *a** (cu lungimi de undă mai mari) și a pigmenților accesorii (cu lungimi de undă mai mici), pentru producerea unui randament ridicat.

Scăderea randamentului fotosintezei în roșu îndepărtat (aproape de lungimea de undă a 700 nm), așa-zisa „cădere în roșu", arată că, energia primită de către SF II (absoarbe lumină cu lungimi de undă mai mari) este insuficientă pentru o fotosinteză eficientă ; iluminarea *simultană* cu lungimi de undă mai mici restabilește balanța și de aici rezultă relansarea fenomenului.

Ipoteza celor două fotosisteme, cu două reacții de lumină, este redată schematic în figura XXIII.10.

Clorofila a_{673}, absorbind radiațiile cu lungime de undă mai mici de 680 nm și primind și energia de la pigmenții acceptori (Chl. b, c, d, carotenoizi, ficobiline, fucoxantine — după grupa de plante), trece în stare de excitație cu expulzarea unui electron și formarea unui „gol electronic", simultan cu ionizarea pozitivă a ei. Electronul expulzat reduce un acceptor *Y* (necunoscut încă), iar nivelul său energetic crește de la circa +0,9 ev la circa 0,0 ev. Energia electronului se „scurge" mai departe trecînd peste o punte de transporturi de electroni (factori nefotosensibili), după principiul „căderii" energiei de la un potențial redox *mai electronegativ spre unul mai puțin electronegativ*. În aceste reacții de oxidoreducere participă, în ordinea creșterii energiei cinetice (cu scăderea proporțională a potențialului energetic), plastochinona —*PQ*— (participă în reacțiile redox prin două funcții cetonice), citocromul b_6 —*Cit.* b_6 —,

---

[1] Se pare că, ar exista trei forme principale de agregare a clorofilei a în complexe lipoproteice : o formă ce este stimulată prin absorbția radiațiilor cu lungimi de undă mai mici de 680 nm, simbolizată convențional $Chla_{673}$ și două forme $Chla_{683}$ și P_{700} care sînt excitate de radiații luminoase cu lungimi de undă de peste 680 nm. Însă, indicii numerici variază de la un autor la altul.

* Chl. *a* — clorofila *a*.

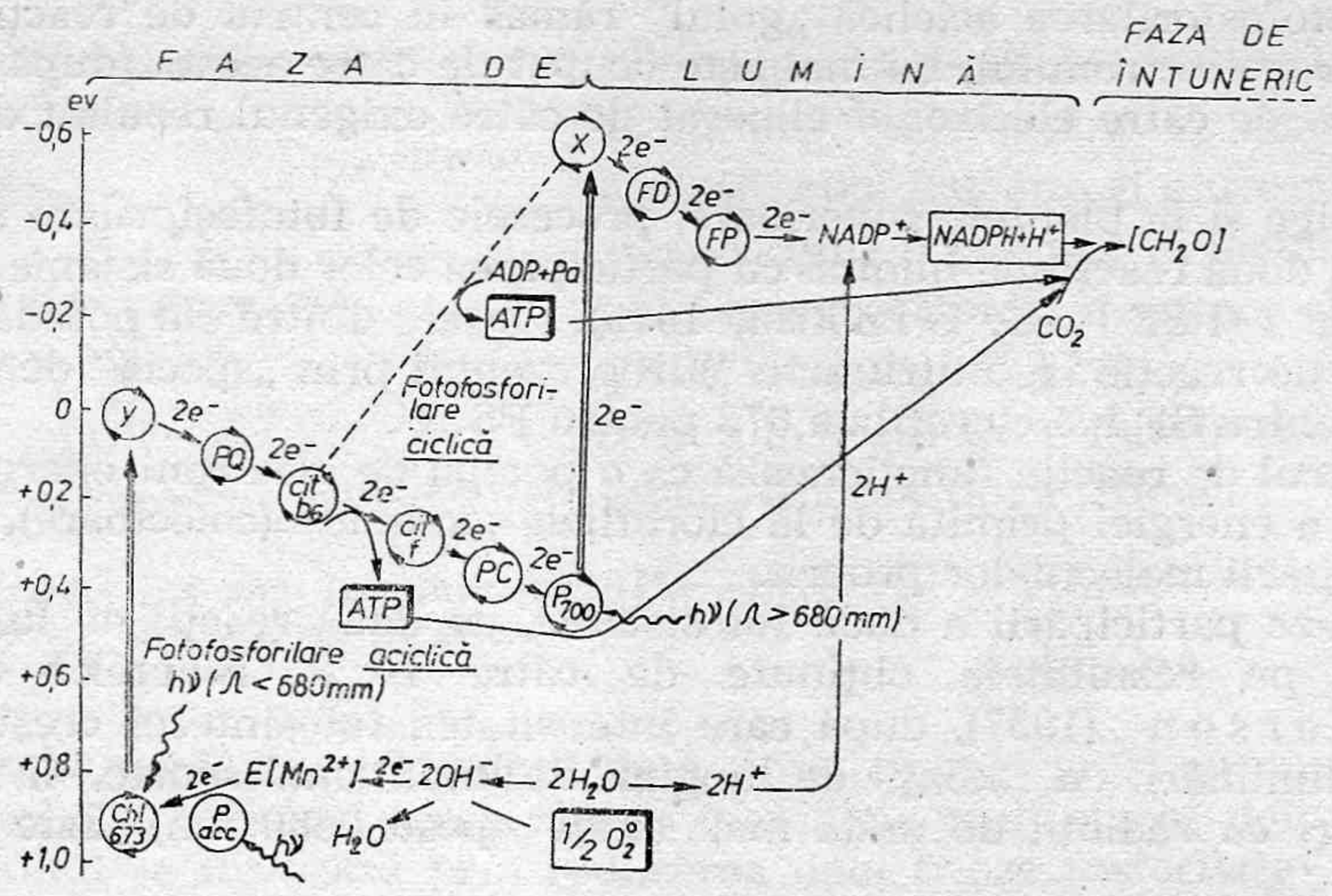


Fig. XXIII.10. Reprezentarea schematică a transportului de electroni în fotofosforilarea ciclică și aciclică (schema în Z sau în zigzag) și formarea „puterii reducătoare" prin transformarea energiei luminoase în energie chimică (L. Lehninger — 1971, modificat). Scala verticală indică valorile potențialelor redox ale intermediarilor la $pH=7,0$; PQ: plastochinona; Cit.: citocrom; PC: plastocianina; FD: ferredoxina; FP: flavoproteina; $E[Mn^{2+}]$: enzimă cu mangan; P.acc: pigmenți accesorii; $[CH_2O]$: unitate sau verigă fotosintetică; hν: simbol pentru energia luminoasă.

citocromul f — *Cit. f* — și plastocianina — *PC*— (o cuproproteină ce participă prin jocul de valență între ionii de cupru). În lungul acestei punți de transportori de electroni are loc o „cădere" de potențial redox (energia Gibbs) de circa 7—8 Kcal., între Cit. b_6 și Cit. f, cînd se sintetizează o moleculă de ATP: este fotofosforilarea aciclică, care are loc cu degajare de oxigen și în care „golurile" rămase în SF II, ca urmare a expulzării electronilor energizați, sînt ocupate de electronii oxigenului rezultat din fotoliza apei.

De la plastocianină (PC) electronii trec pe SF I ocupînd „golurile" rămase în Chl. a P_{706} prin excitarea ei de către radiații cu lungime de undă mai mari de 680 nm. Ea expulzează electroni energizați de la circa +0,4 ev la un potențial redox electronegativ[1] de circa —0,6 ev, unde reduc un alt acceptor necunoscut —*X*—; electronii reduc apoi feredoxina —*FD*— (o feroproteină ce participă în reacțiile redox prin jocul de valențe între ionii de Fe), care, oxidîndu-se cedează electronii flavoproteinei —*FP* (posedă o grupare prostetică FAD sau FMN). Oxidîndu-se, la rîndul ei, electronii trec la moleculele de $NADP^+$, care astfel se activează; primind și protonii proveniți din fotoliza apei, $NADP^+$ trece în agentul reducător $NADPH+H^+$, care, împreună cu ATP-ul, va reduce CO_2.

Dacă electronii de pe cofactorul nefotosensibil *X* nu iau calea reducerii $NADP^+$-ului, ci reduc Cit. b_6 (de pe puntea transportorilor de electroni

[1] Rolul fotosistemului I este deci acela de a ridica energia electronilor de la un potențial oxidoreducător electropozitiv, din starea de bază, la unul electronegativ.

dintre SF II și SF I) are loc, pe traseul X→Cit. b_6, o nouă „cădere" de potențial redox de circa 7—8 Kcal cu formarea unei noi molecule de ATP : este fotofosforilarea ciclică în care nu se degajă oxigen[1].

În mod normal există un echilibru și un raport dat între formarea moleculelor de $NADPH+H^+$, fotofosforilarea aciclică și cea ciclică. Probabil că, acest proces este supus unei autoreglări biochimice interne ce favorizează una sau alta dintre cele două căi, după cum unul sau altul dintre componenți este în exces sau în deficit. Radiațiile cu lungime de undă mai mare de 680 nm sporesc considerabil fluxul electronilor în circuit închis. Ele activează numai clorofilele din cadrul SF I, obținîndu-se efectul fotofosforilării ciclice fără degajare de oxigen și formarea $NADPH+H^+$ și ATP.

Concomitent cu excitarea SF II are loc și fotoliza apei, care constă într-un proces de oxidare încă necunoscut : protonii scoși din moleculă reduc $NADP^+$-ul, iar electronii oxigenului care se degajă umplu „golurile" sistemului fotochimic II excitat, prin intermediul unei enzime cu Mn^{2+}.

Bilanțul acestor fotofosforilări, pentru o pereche de electroni, este :

— 1 moleculă de $NADPH+H^+$,

— circa 2 molecule de ATP și

— 1/2 moleculă de O_2.

Generarea $NADPH+H^+$-ului și ATP-ului este procesul cheie al fotosintezei, întrucît este sintetizată „puterea asimilatoare a celulei", cînd energia luminoasă este transformată în energie chimică. Transformările care se petrec după reducerea acidului fosfogliceric în aldehidă fosfogliceric — moment în care are loc încărcarea catenei carbonilor cu energie de la $NADPH+H^+$ și ATP — nu mai necesită un consum important de energie, încît ele pot avea loc și la întuneric.

Din punct de vedere funcțional SF I corespunde fotosistemului de la bacteriile fotosintetizante, unde sistemul produce electroni a căror energie este folosită, pe de o parte, la sinteza ATP-ului în cursul fotofosforilării ciclice, iar pe de altă parte la reducerea $NADP^+$-ului.

Există și părerea (D. I. A r n o n) că, fotofosforilarea aciclică s-ar realiza prin trei reacții de lumină ; această ipoteză este puțin argumentată.

Bioenergetica sintezei ATP-ului din ADP și Pa, cu participarea electronilor proveniți din fotoliza apei, este puțin cunoscută. Sînt două ipoteze mai cunoscute :

— ipoteza chimică, după care s-ar forma un compus macroergic A~I, care s-ar desface ulterior, iar componentul I*, bogat în energie, în contact cu ADP-ul și în prezența fosforului anorganic (Pa), ar transmite energia sa liberă legăturii macroergice din ATP :

$$I^*+ADP+Pa \rightarrow ATP+I ;$$

— ipoteza chimiosmotică, conform căreia fluxul electronilor ar crea de-a lungul membranelor tilacoidelor diferențe de potențial ce ar permite protonilor, proveniți din fotoliza apei, să traverseze activ membranele și

---

[1] În acest caz sinteza $NADPH+H^+$-ului se realizează numai pe cale *chimică*, rolul SF I și deci a energiei absorbite, constînd exclusiv în producerea de ATP, ca rezultat al unui fotocurent în cerc.

I * — component macroergic.

să se acumuleze de-o parte a lor, creînd, transversal față de membrane, un potențial osmotic sub formă de acumulare de energie. Prin întoarcerea protonilor, de cealaltă parte a membranelor, ar rezulta energia necesară fotofosforilării moleculelor de ADP.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Boldor, O., Trifu, M., Raianu, O. *Fiziologia plantelor*. Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1981.

Eșanu, V. I. *Epopeea energiei solare*. Ed. Științifică, București, 1972.

Popescu, I. *Fiziologia plantelor*. Univ. București, 1981.

Raianu, O. *Fiziologia plantelor*, vol. II. Univ. „Al. I. Cuza" Iași, 1982.

Sălăgeanu, N., Atanasiu, L. *Fotosinteza*. Edit. Academiei R.S.R., 1981.

Știrban, M. *Procese primare în fotosinteză* Ed. Dacia, Cluj-Napoca, 1981.

XXIV. EVOLUȚIA SISTEMELOR RESPIRATOR ȘI CIRCULATOR ÎN SERIA VERTEBRATELOR

Organismele, sisteme deschise, își asigură existența grație permanentului schimb de substanță și energie dintre ele și mediul ambiant. În evoluția lor organismele și-au complicat structura specializîndu-și aparatele și sistemele în direcția realizării unui randament din ce în ce mai sporit.

Substanțele energetice și plastice — ca și cele rezultate din metabolism — sînt vehiculate în organismul vertebratelor de un mediu intern — sînge și limfă — care se găsesc în sistemul circulator. Pigmentul respirator din sînge — hemoglobina — asigură transportul oxigenului fără de care nu pot avea loc complicatele procese metabolice.

1. EVOLUȚIA SISTEMULUI RESPIRATOR ÎN SERIA VERTEBRATELOR

Totalitatea proceselor complicate de oxidoreducere care au loc la nivelul celulei și din care rezultă eliberarea de energie, poartă numele de *respirație internă*. Procesul prin care se realizează schimbul de gaze dintre sînge și mediul ambiant poartă numele de *respirație externă*. Complexul de organe pus în slujba respirației externe constituie *sistemul respirator*.

Respirația externă se poate realiza la nivelul unor membrane subțiri și foarte bine vascularizate — tegument sau mucoase. Vertebratele prezintă însă organe autentice respiratorii reprezentate de *branhii* și *plămîni*.

1.1. **Branhie internă și externă, pseudobranhie**

Branhiile sînt întîlnite la vertebratele primordial acvatice ele asigurînd schimbul gazos între două medii lichide : sînge și apă. În ontogenie branhiile iau naștere în regiunea faringiană unde se formează *camerele branhiale (pungi, saci)*, ce comunică cu faringele și cu exteriorul prin *fante branhiale* interne și respectiv externe. Pereții ce separă camerele branhiale poartă numele de *septe*. Foițele branhiale de pe o față a septului alcătuiesc o *hemibranhie*, iar cele două hemibranhii ale aceluiași sept formează o *holobranhie*.

Unitatea morfofuncțională a unei branhii este *lamela branhială* care este alcătuită din două *foițe epiteliale* stratificate, între care se interpun celule mari *(pilastru)* ce delimitează *lacunele de sînge*. Pe branhii mai sînt prezente *celule mucoase și celule clorale*, ultimele cu rol în osmoreglare.

În marea majoritate a cazurilor branhiile sînt adăpostite în camere și poartă numele de *branhii interne*. În dezvoltarea embrionară și

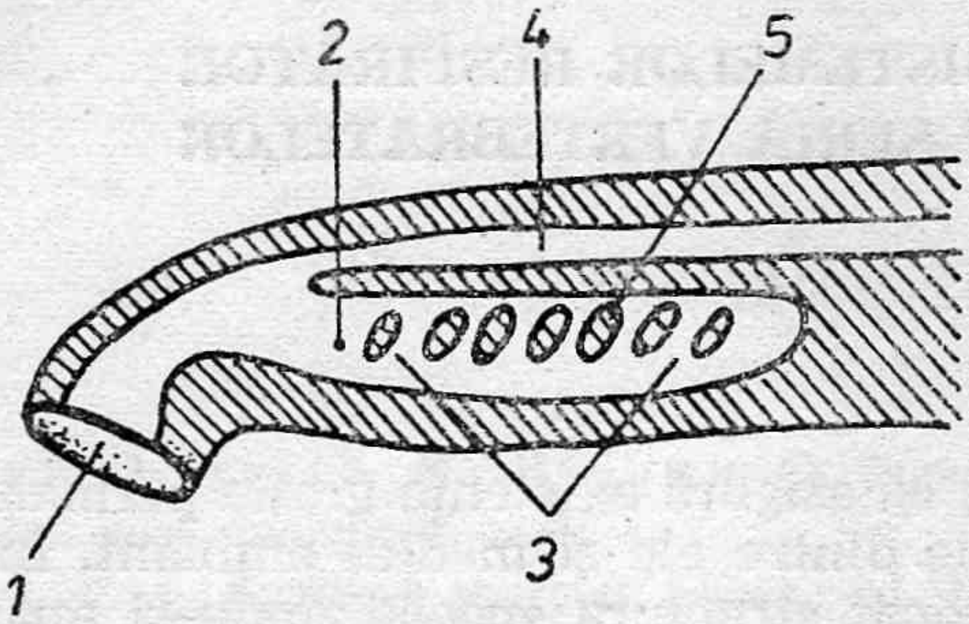


Fig. XXIV.1. Secțiune longitudinală prin regiunea branhială la *Petromyzon* :

1 — gura ; *2* — faringele branhial ; *3* — fante branhiale ; *4* — esofagul ; *5* — septele interbranhiale.

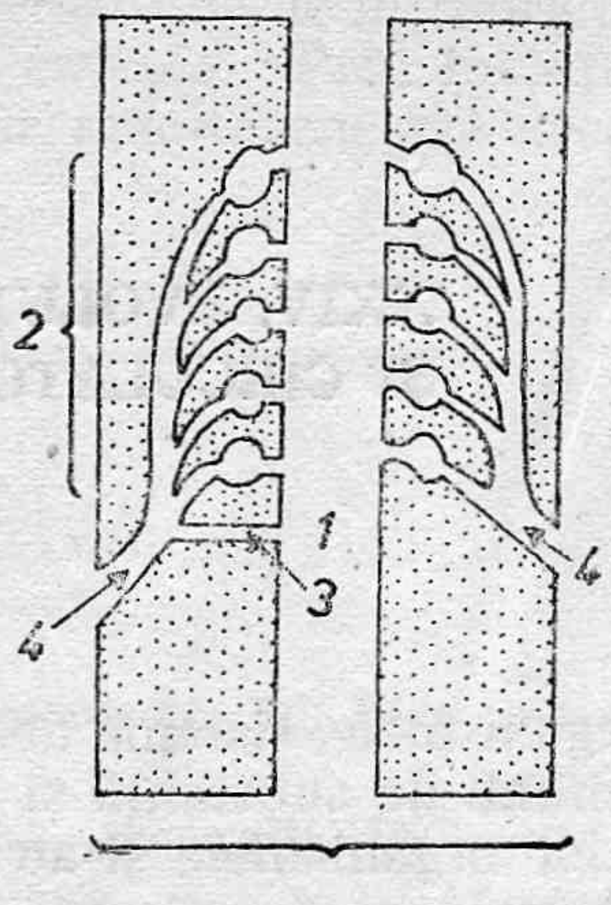


Fig. XXIV.2. Schema pungilor branhiale la Myxine (Ciclostomi) :

1 — faringele ; *2* — pungile și fantele branhiale ; *3* — canalul esofagocutanat ; *4* — canalul comun al fantelor branhiale.

larvară a unor vertebrate acvatice (pești, amfibii) ca și la unele exemplare adulte, sînt prezente *branhiile externe* care pot avea origine endodermică — ca și cele interne — sau ectodermică.

Pseudobranhia, prezentă la unii pești, este o branhie regresată, așezată în spiracul (fantă branhială modificată) pe mucoasa faringiană sau sub opercul. Ea intervine mai puțin în respirație dar poate avea rol în hematopoeză și hematoliză sau joacă rol de glandă endocrină intervenind în metabolismul respirator.

1.2. Sistemul respirator branhial în seria vertebratelor

La ciclostomi branhiile sînt așezate în cavități în formă de pungi de unde și numele de *marsipobranhii.* Numărul lor este mare : 7 perechi la *Ord. Petromyzones* și între 6 și 14 perechi la *Ord. Myxini.* La *Petromyzon* pungile branhiale comunică cu exteriorul și cu faringele prin tot atîtea fante cu precizarea că, cele interne se găsesc așezate în pereții unui faringe branhial (fig. XXIV.1). La *Myxine* însă pungile branhiale se deschid într-un canal comun ce comunică cu exteriorul și care, pe o latură, întîlnește *canalul esofagocutaneu* (fig. XXIV.2).

La pești cartilaginoși *(Chondrichthyes)* branhiile se numesc *tabulare* întrucît lamele se prind în lungul septului, iar lamelele sînt așezate perpendicular pe acestea. La selacieni *(Selachii)* branhiile sînt mai scurte decît septele branhiale. Camerele branhiale — în număr de 5 pînă la 7 — comunică la exterior prin tot atîtea fante, fiecare prevăzută cu cîte o clapă tegumentară (fig. XXIV.3).

La holocefali *(Holocephali)* branhiile sînt mai lungi decît septele și-n cazul acesta ele sînt protejate la exterior de un repliu tegumentar mare întărit de o formațiune cartilaginoasă.

La pești osoși *(Osteichthyes)* septele branhiale sînt mult mai scurte, lamelele branhiale fiind dispuse în două rînduri, fiecare rînd alcătuind o lamă — o hemibranhie. Din cauza formei lor ele se numesc

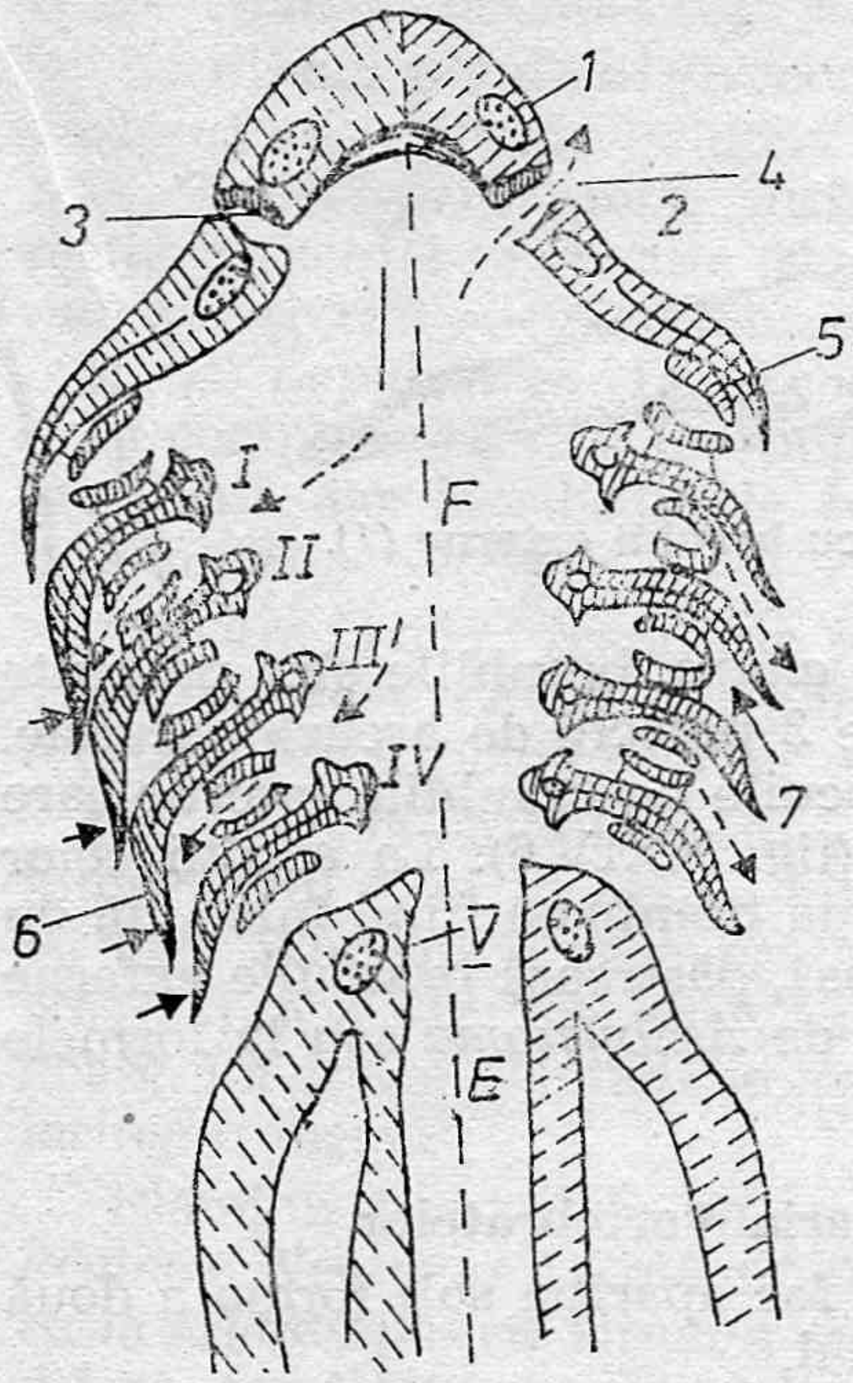


Fig. XXIV.3. Secțiune frontală schematică prin capul unui selacian pentru a pune în evidență regiunea branhială ; în stînga în timpul inspirației iar în dreapta în timpul expirației, săgețile arătînd sensul circulației apei :
1 — arcul oral ; *2* — arcul hioidian ; *3* — spiracul ; *4* — pseudobranhie ; *5* — branhie hioidiană ; *I—IV* — arcurile branhiale ; *6* — septe branhiale ; *7* — fante branhiale. *F* — faringe; *E* — esofag.

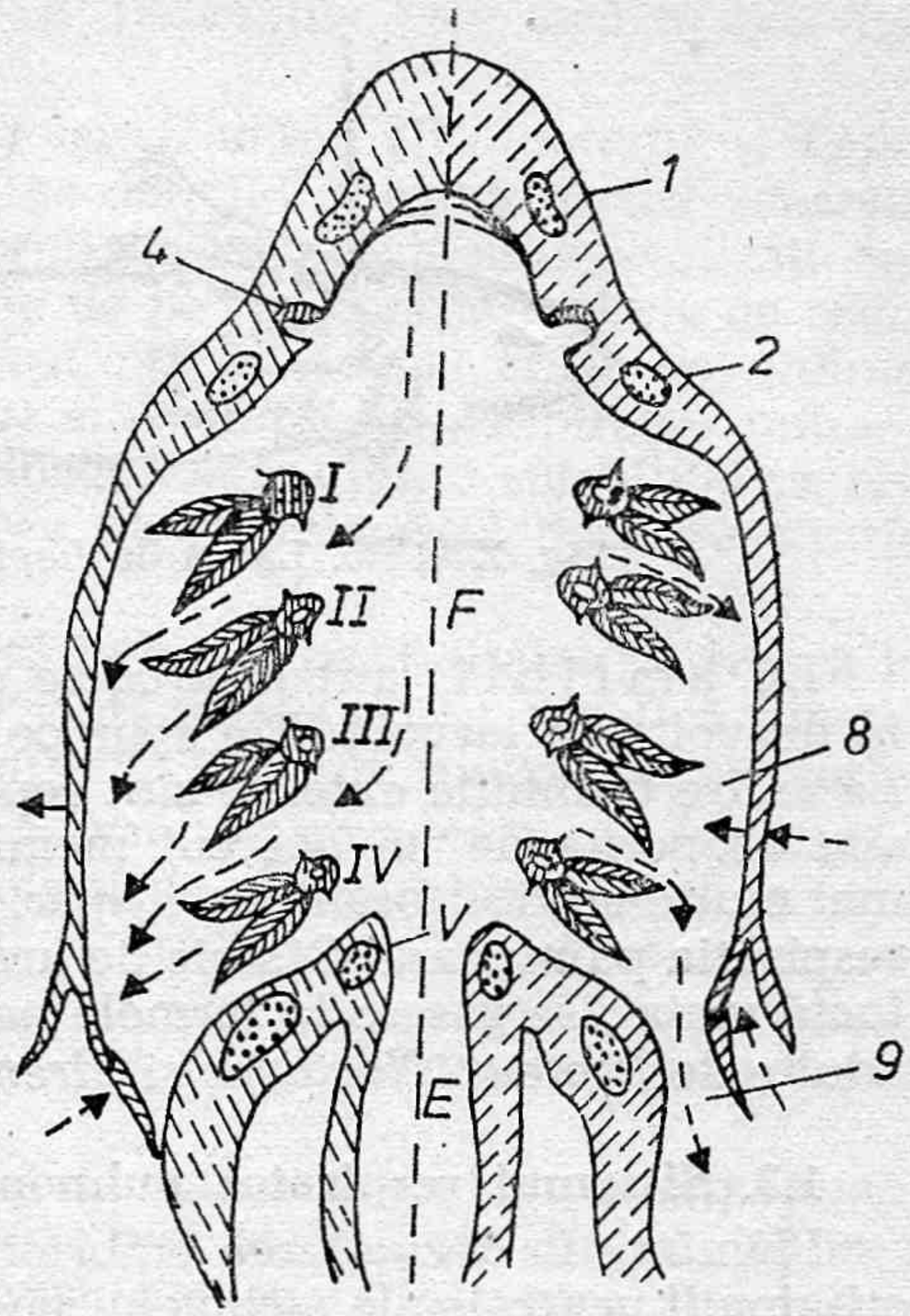


Fig. XXIV.4. Secțiune frontală schematică prin capul unui teleosteean pentru a pune în evidență regiunea branhială ; în stînga, în timpul inspirației, iar în dreapta în timpul expirației, săgețile arătînd sensul circulației apei :
1 — arcul oral; *2* — arcul hioidian; *4* — pseudobranhie ; *8* — cavitatea suboperculară ; *9* — fanta operculară ; *F* — faringe ; *E* — esofag.

ctenobranhii (branhii pectinate). La unii pești osoși *(Syngnathiformes)* lamelele branhiale sînt dispuse în formă de tufe și se numesc *lofobranhii.*

Numărul holobranhiilor este de numai 4 perechi, iar la peștii cu respirație pulmonară numărul lor scade și mai mult — 3 perechi la *Lepidosiren* și 2 perechi la *Protopterus.*

Toate holobranhiile de pe o latură a capului sînt protejate de un *opercul* alcătuit din 3—4 piese scheletice și mărginite posterior de o *membrană operculară* (fig. XXIV.4). Comunicarea cu exteriorul se face numai printr-o pereche de *fante operculare.*

Branhiile externe endodermice, întîlnite la embrionii și larvele unor pești cartilaginoși *(Selachii, Holocephali)* sau osoși *(Gymnarchus),* provin din lamelele branhiale ale ultimei holobranhii și servesc nu numai pentru respirație ci și pentru absorbția prin osmoză a substanțelor alimentare preluate din ou sau din lichidul uterin.

Branhiile externe ectodermice au formă bipenată și sînt prezente în dezvoltarea embrionară și larvară a polipteridelor *(Polypterus)* și a unor dipnoi *(Protopterus și Lepidosiren)* (fig. XXIV.5).

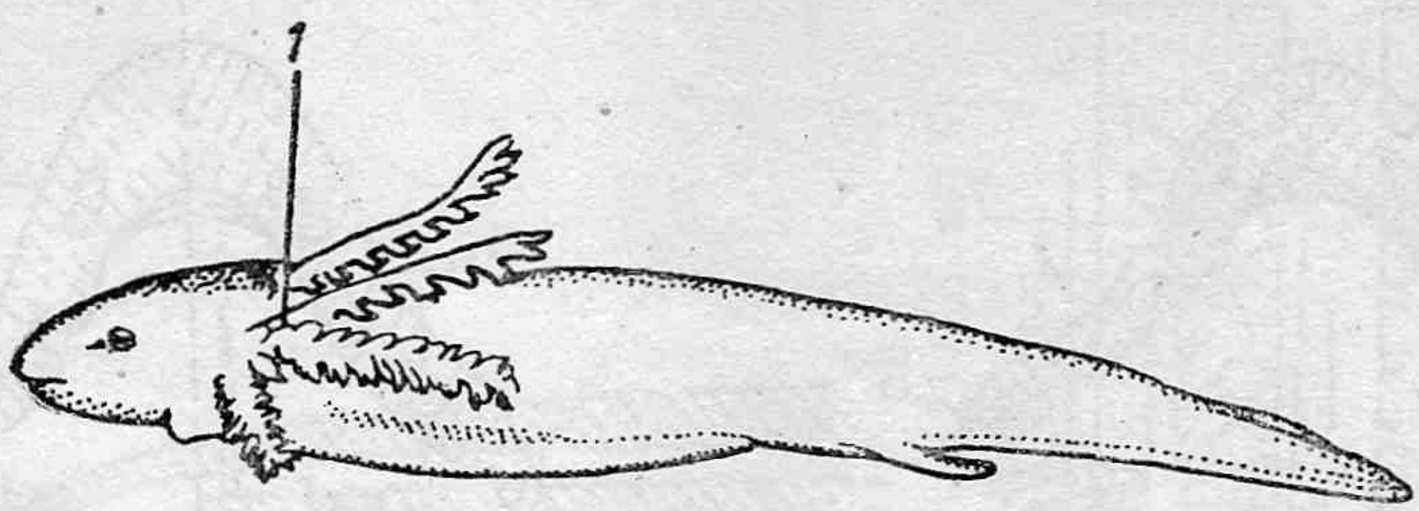


Fig. XXIV.5. Larvă de *Lepidosiren* cu branhii externe *(1)*.

La amfibii, atît la *urodele* cît și la *anure,* branhiile sînt prezente în dezvoltarea larvară. Ele apar pe primele 3 perechi de arcuri viscerale. La anure branhiile externe sînt repede înlocuite de branhiile interne care sînt acoperite de un opercul membranos (fig. XXIV.6). La adulții celor mai multe amfibii branhiile dispar, respirația branhială fiind înlocuită de respirația pulmonară. O serie de urodele, însă, păstrează branhiile externe toată viața ; se găsesc la formele neotenice de *Ambystoma* sau la formele adulte de *Proteus, Necturus* și *Siren.*

1.3. **Sistemul respirator pulmonar în seria vertebratelor**

Plămînii, în dezvoltarea embrionară, își fac apariția sub forma a două evaginații ventrale ale faringelui postbranhial.

La vertebrate — pești, amfibii, reptile — plămînii sînt ca niște saci cu suprafața respiratorie încă mică și care crește treptat în sens centripet. Asemenea plămîni poartă numele de *plămîni saciformi (sacu-lari).* La vertebratele mai evoluate — păsări și mamifere — plămînii sînt alcătuiți din parenchim — țesut conjunctiv bogat în fibre elastice —, iar suprafața lor respiratorie crește în sens centrifug. Ei poartă numele de *plămîni parenchimatoși.*

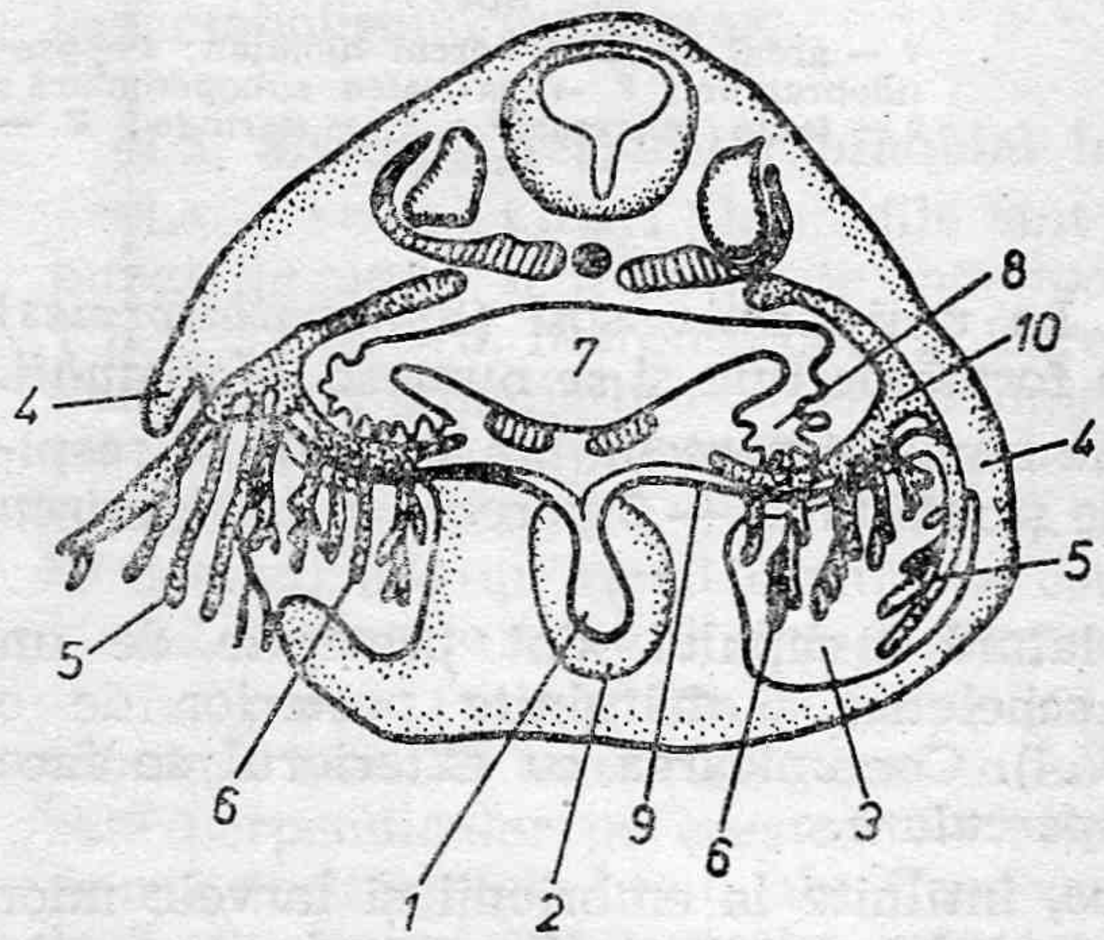


Fig. XXIV.6. Secțiune transversală schematică prin capul unui mormoloc de broască. La stînga, cu branhiile externe și interne, la dreapta după dispariția parțială a branhiilor :

1 — inima ; *2* — cavitatea pericardică ; *3* — cavitatea branhială ; *4* — operculul ; *5* — branhiile externe ; *6* — branhiile interne ; *7* — faringele ; *8* — filtrul branhial; *9* — artera branhială aferentă ; *10* — artera branhială eferentă.

Dintre peștii fosili, cei mai vechi purtători de plămîni sînt considerați a fi fost placodermii din subclasa *Anti-archi* și crosopterigienii din supraordinul *Rhipidistia.* Crosopterigienii actuali *(Latimeria)* prezintă un plămîn degenerat într-un organ gras.

Dintre peștii actuali, cei ce aparțin la subclasa *Brachiopterygii* și la subclasa *Dipnoi* au plămîni și ca atare beneficiază de o respirație pulmonară.

La *Polypterus (Brachiopterygii)* plămînii sînt inegali și se deschid pe partea ventrală a

esofagului prin glotă. Fața internă a plămînilor este însă în cea mai mare parte netedă (fig. XXIV.7).

La dipnoi plămînul *(Neoceratodus)* sau plămînii *(Protopterus* și *Lepidosiren)* au o poziție evident dorsală, se deschid și ei pe partea ventrală a esofagului prin glotă, însă au pereții interni evident alveolizați datorită prezenței unor cute (septe) înalte de pe care pornesc altele de ordinul doi și trei — *Neoceratodus* și *Protopterus* — sau chiar de ordinul cinci — *Lepidosiren*. La *Neoceratodus* și *Protopterus* respirația pulmonară completează sau, în anumite perioade ale anului, o substituie pe cea branhială, iar la adulții de *Lepidosiren* nu funcționează decît respirația pulmonară.

La amfibii respirația pulmonară le-a dat posibilitatea să treacă la viața de uscat. La speciile care duc o viață predominant acvatică funcția hidrostatică a plămînilor este mai importantă decît funcția respiratorie.

Plămînii la amfibieni sînt de tip saciform și comunică cu esofagul prin intermediul unei trahei — bine dezvoltată la unele urodele — și a unui laringe. Sînt specii care prezintă și două bronhii scurte. În structura laringelui ca și a traheei apar, la unele specii, elemente scheletice cartilaginoase. La anure plămînii se leagă de faringe prin intermediul unei camere laringotraheene.

Plămînii la urodele sînt alungiți și la multe din ele — *Amphiuma, Proteus, Necturus* — plămînul drept este mai mare decît stîngul, în timp ce la *Gymnophioni* situația se inversează. Structura internă a plămînilor diferă. La *Necturus* plămînii sînt netezi, la *Salamandra* abia se cutează, în timp ce la anure plămînii prezintă cute de ordinul unu, doi și trei, devenind evident alveolizați (fig. XXIV.8).

La reptile plămînii sînt mai bine dezvoltați. Apar căile pulmonare interne (intrapulmonare), iar la unele din ele plămînii sînt alcătuiți din parenchim ; fac trecerea către plămînii parenchimatoși. Laringele este întărit de mai multe cartilaje, iar în pereții traheei și uneori și ai bronhiilor apar inele cartilaginoase complete.

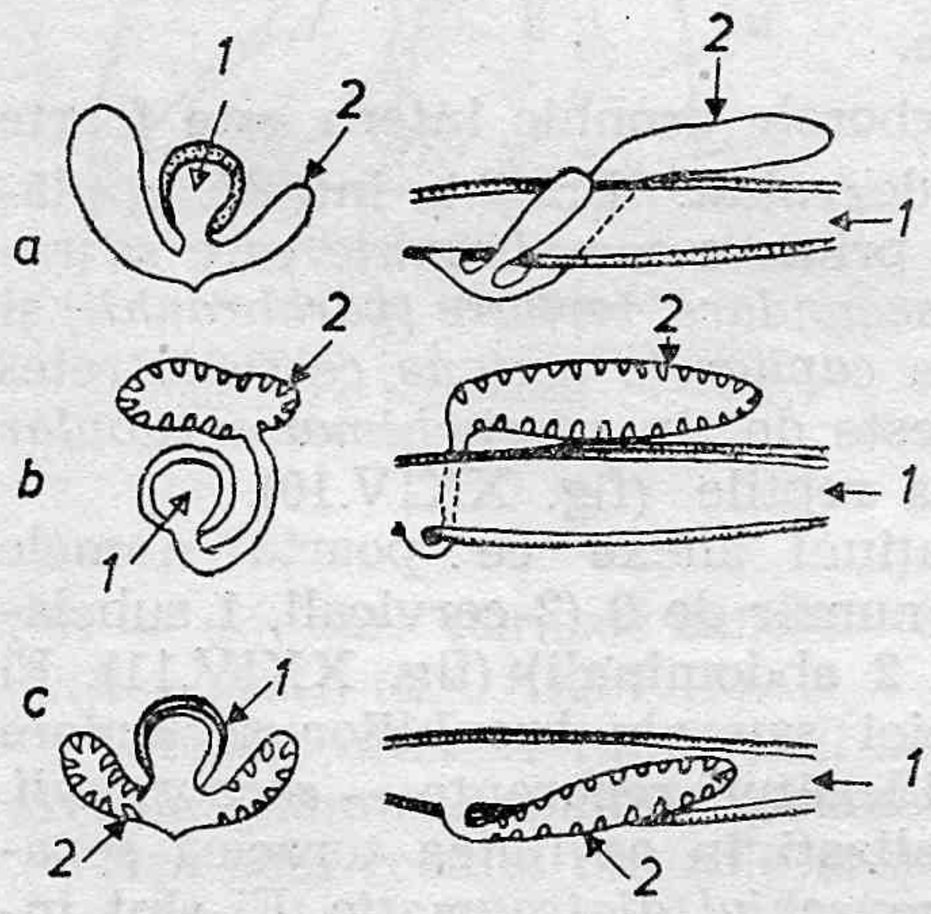


Fig. XXIV.7. Plămînii la pești — secțiuni transversale și longitudinale :
a — *Polypterus* și *Calamoichtys;* b — *Neoceratodus* ; c — *Lepidosiren* și *Protopterus: 1* — tub digestiv ; *2* — plămîn.

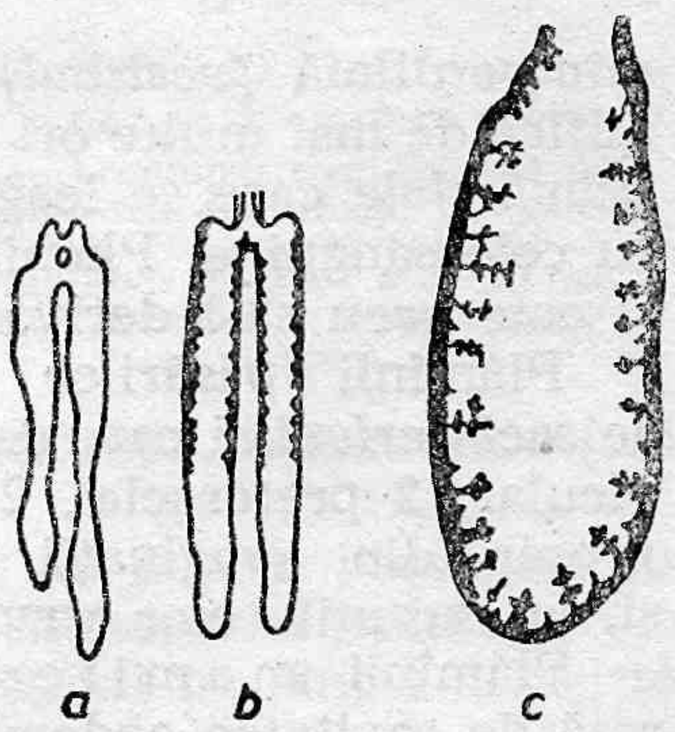


Fig. XXIV.8. Reprezentarea schematică a structurii plămînilor la amfibii :
a — *Necturus* ; b — *Salamandra* ; c — *Rana.*

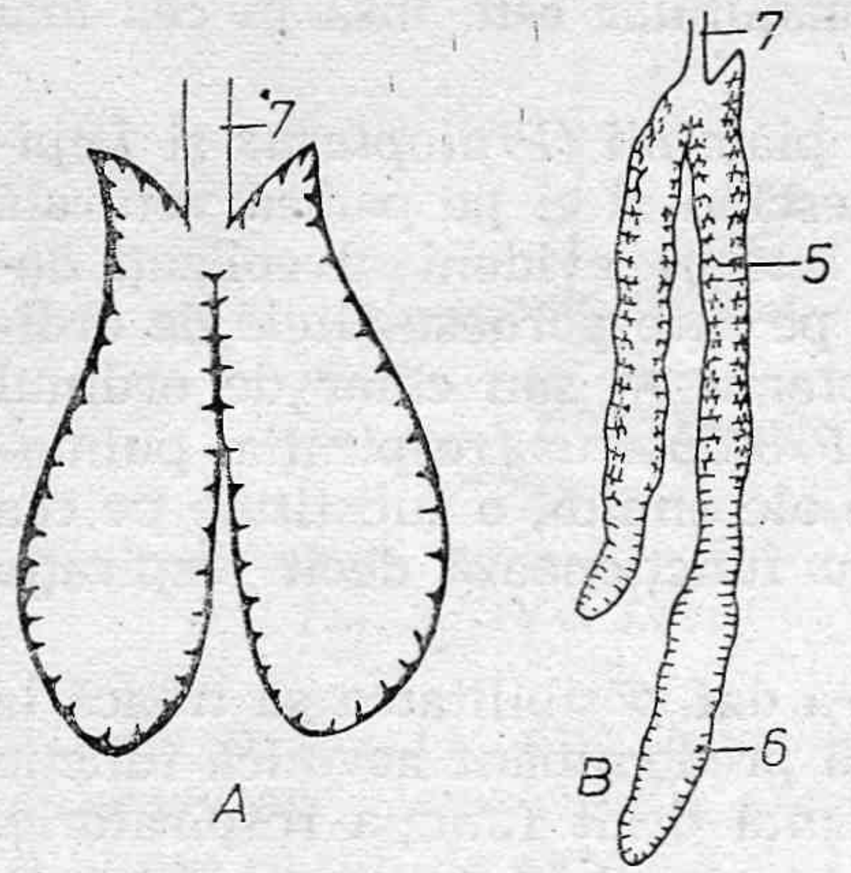


Fig. XXIV.9. Structura schematică a plămînilor la reptile :

A — *Sphenodon* ; B — *Python* ; C — *Varanus* ; D — *Emys* : 1 — bronhie extrapulmonară ; 2 — bronhie intrapulmonară ; 3 — bronhie intrapulmonară secundară ; 4 — camera alveolară ; 5 — porțiune alveolizată ; 6 — porțiune aproape netedă ; 7 — trahee.

Cel mai simplu plămîn este cel de la *Sphenodon (Rhynchocephalia)* care are pereții numai ușor alveolizați (fig. XXIV.9, A). La ofidieni, în partea lor anterioară și mediană, plămînii prezintă cute interne de ordinul întîi și doi, dar rămîn mai simpli în partea posterioară (fig. XXIV.9, B). La șopîrle *(Lacertilia)* plămînii se complică în sensul că, în partea lor anterioară, septele ce se desprind de pe pereții interni înaintează spre centrul camerelor pulmonare formînd un fel de bronhie internă. Partea posterioară a acestora rămîne, însă, sub formă de săculeți (fig. XXIV.9, C). Cel mai evoluat plămîn îl întîlnim la crocodili și broaște țestoase. La acestea din urmă plămînii sînt prevăzuți cu bronhii interne de ordinul doi și trei și se deschid în cămăruțe cu pereți alveolizați (fig. XXIV.9, D).

Plămînii la reptile sînt acoperiți, parțial, de o seroasă. La crocodilieni, însă, se constituie într-o pleură veritabilă. Cavitatea pleurală este separată de cavitatea peritoneală printr-un perete incomplet dar care devine întreg (diafragmă conjunctivă) la crocodilieni.

P ă s ă r i l e au plămîni relativi mici, parenchimatoși, lipsiți de pleure și cavități pleurale fiind intim lipiți de coaste.

Arborele bronhic intern este foarte bine dezvoltat. Bronhia intrată în plămîn se dilată *(vestibul)* și se continuă printr-o *mezobronhie* care se ramifică de mai multe ori dînd *bronhiile secundare, terțiare (parabronhii)* și *bronhiolele* care se leagă între ele prin *capilarele aeriene* ce se întrețes cu cele sanguine. Plămînul, la păsări, este de tip *parenchimatos tubular* și este greu să-l derivăm din cel de la reptile (fig. XXIV.10).

Plămînii păsărilor prezintă formațiuni anexe ce poartă numele de *saci aerieni* și care de regulă sînt în număr de 9 (2 cervicali, 1 subclavicular, 2 pretoracici, 2 posttoracici și 2 abdominali) (fig. XXIV.11). Ei provin din evaginații ale mezobronhiei sau ale bronhiilor secundare și, cu excepția celor cervicali, prezintă și legături recurente — *sacobronhii.*

Plămînii m a m i f e r e l o r sînt localizați în cavitatea toracică separată de cavitatea abdominală de către *mușchiul diafragmatic.* Ei sînt înveliți într-o dublă pleură — viscerală și parietală — și sînt alcătuiți din lobi și lobuli. Bronhia pătrunde în plămîn prin *hil,* se ramifică de mai multe ori ajungînd în lobuli unde ultimile ramificații poartă numele de *bronhiole terminale* (fig. XXIV.12). Acestea prezintă o dilatare — *vesti-*

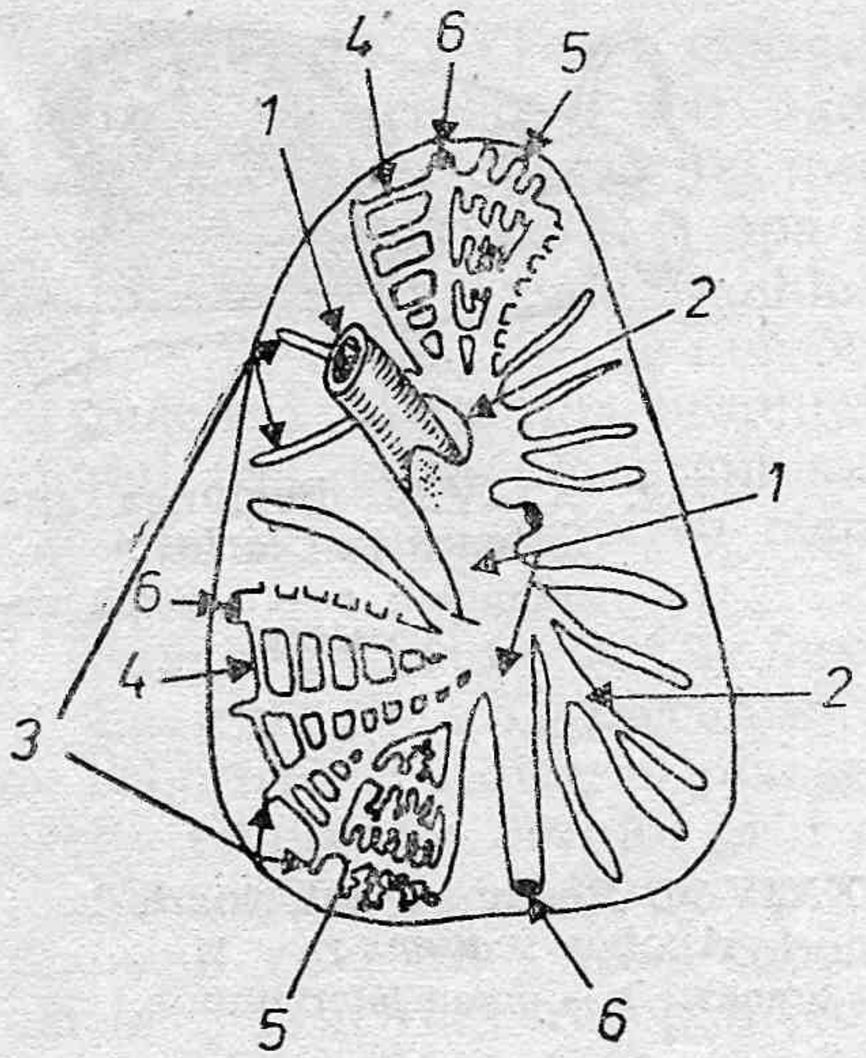


Fig. XXIV.10. Schema structurii plămînului la pasăre :

1 — mezobronhie ; *2* și *3* — bronhii secundare ; *4* — bronhii terțiare (parabronhii) ; *5* — bronhiole ; *6* — locurile de continuare a bronhiilor cu sacii aerieni.

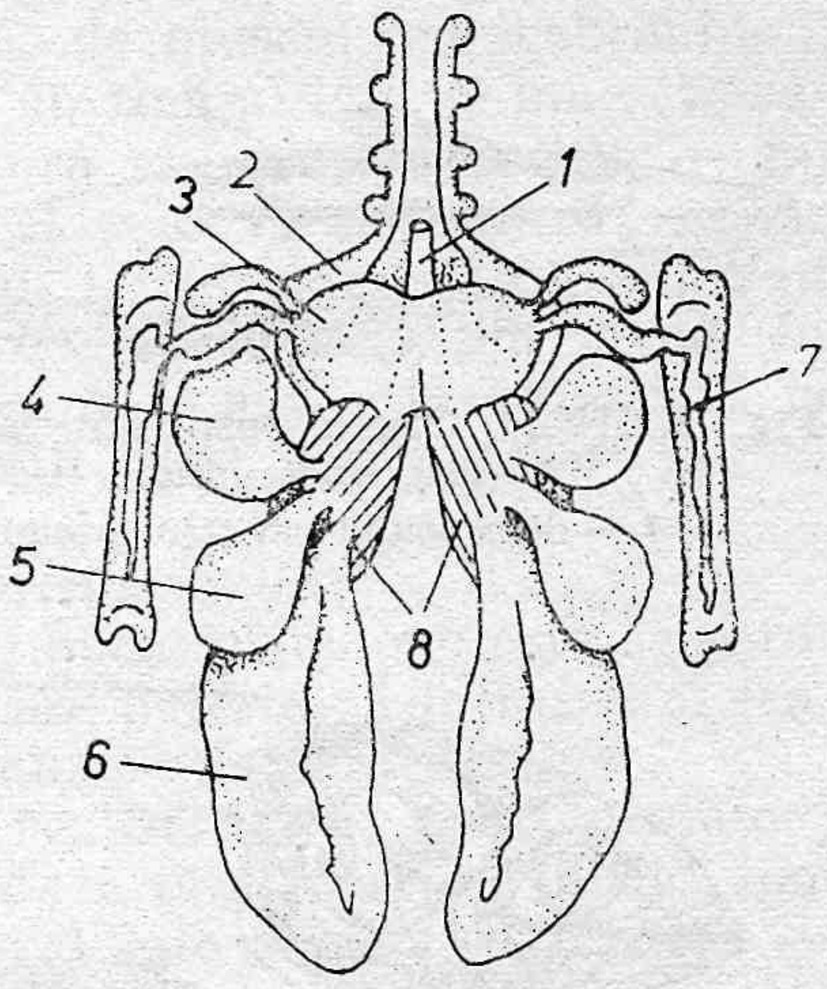


Fig. XXIV.11. Sacii aerieni la pasăre :

1 — traheea; *2* — sacul cervical ; *3* — sacul claviculare ; *4* — sacul pretoracic ; *5* — sacul posttoracic ; *6* — sacul abdominal ; *7* — humerusul pneumatizat; *8* — plămînii.

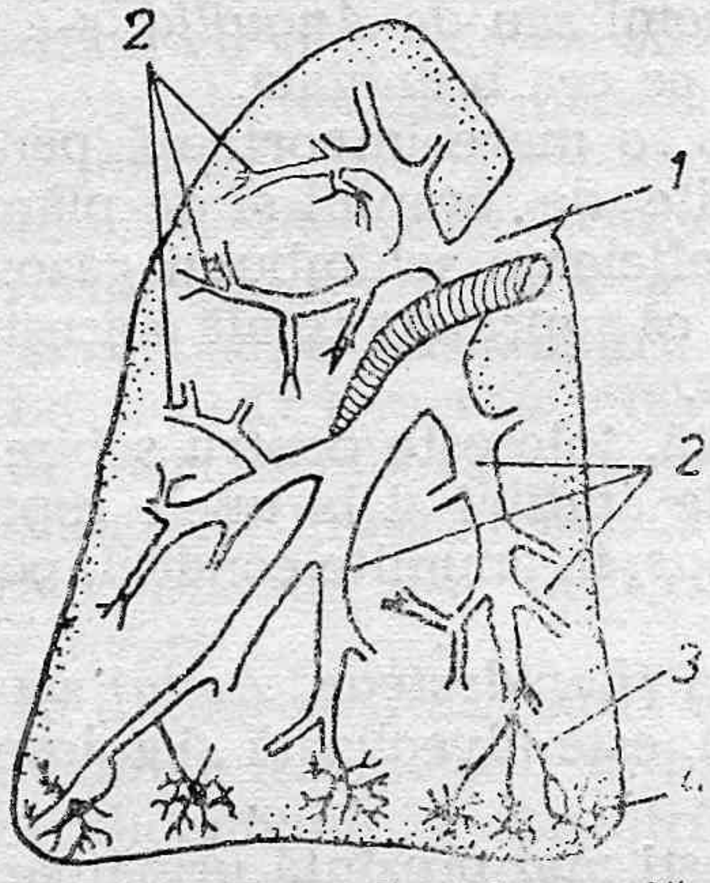


Fig. XXIV.12. Structura plămînului la mamifere :

1 — bronhia ; *2* — ramificațiile bronhiei; *3* — bronhiolă; *4* — acinul pulmonar.

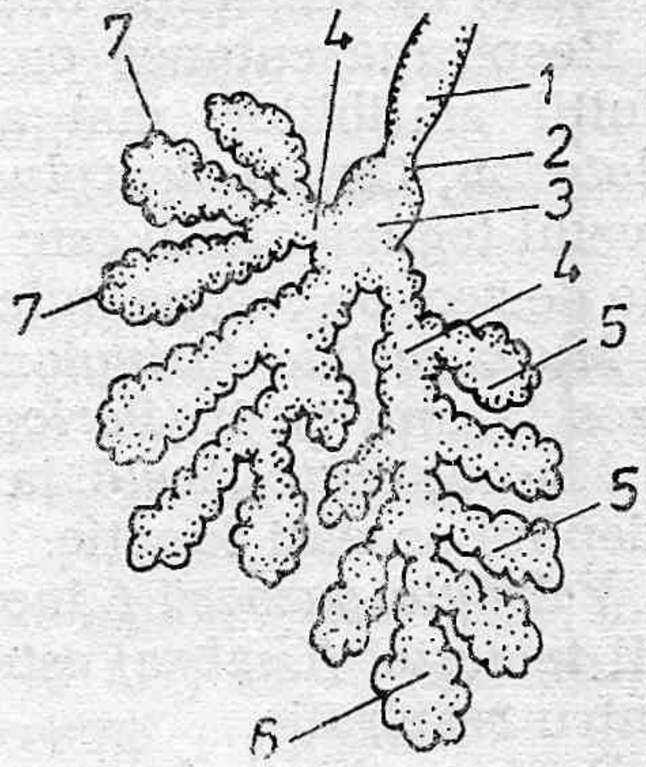


Fig. XXIV.13. Acin pulmonar la mamifere :

1 — bronhiolă terminală; *2* — îngustarea terminală; *3* — vestibul; *4* — canal alveolar; *5* — infundibul lateral ; *6* — infundibul terminal ; *7* — alveole pulmonare.

bul — din care pornesc *canalele alveolare* ce se înfundă în *sacii alveolari (infundibuli)* (fig. XXIV.13).

Întrucît ultimile ramificații se termină orb și au pereții prevăzuți cu alveole, plămînul mamiferelor este de tip *parenchimatos alveolar*.

Așa cum rezultă din cele arătate mai sus, plămînii nu sînt o achiziție caracteristică vertebratelor terestre ci ei au apărut, probabil, în diferite etape, în mod independent la diverse vertebrate inferioare acvatice.

1.4. Organele respiratorii accesorii.

Organele respiratorii accesorii sînt și ele în măsură să asigure schimbul gazos în condiții speciale.

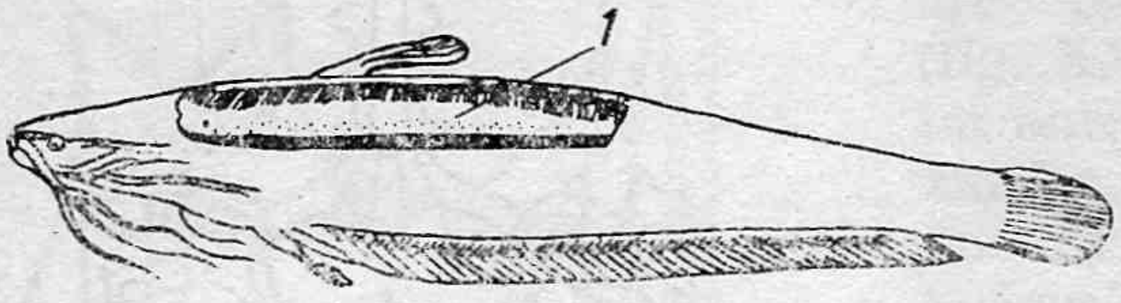


Fig. XXIV.14. Organ respirator accesoriu la *Saccobranchus :*
1 — diverticulul cavității branhiale.

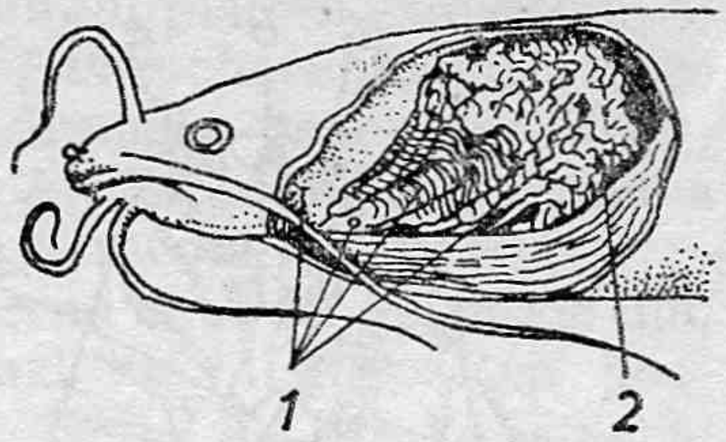


Fig. XXIV.15. Regiunea anterioară la *Clarias :*
1 — branhiile ; *2* — organul arborescent.

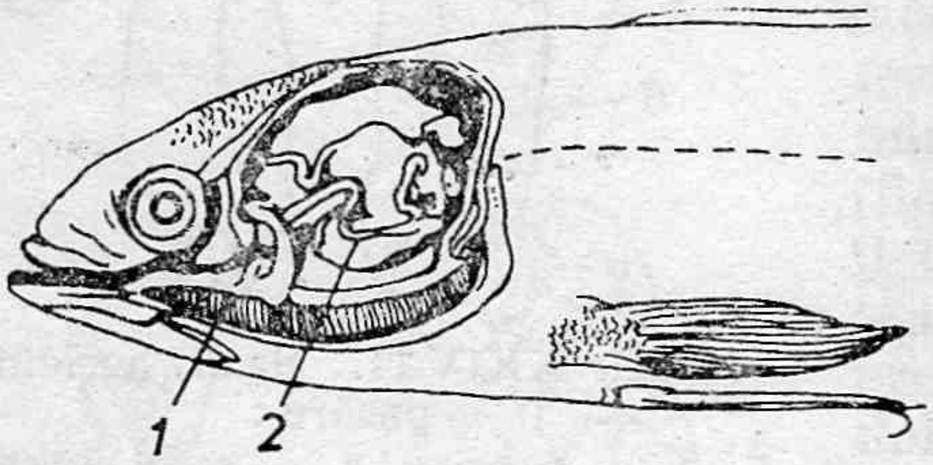


Fig. XXIV.16. Regiunea anterioară la *Anabas scadens :*
1 — branhie; *2* — organ labirintiform.

Tegumentul asigură schimbul gazos la embrionii și larvele unor pești și amfibii. Experimental, la adulții de ciclostomi sau de *Anguilla,* s-a demonstrat că respirația cutanee poate suplini pe cea branhială.

Respirația cutanee prezintă, de asemenea, o mare importanță pentru adulții amfibiilor, mai ales a acelora lipsite de branhii și de plămîni *(Pletodon, Onychodactylus).* Chiar și la om eficiența schimbului gazos la nivelul tegumentului este remarcabilă, numai că suprafața totală a acestuia este de zeci de ori mai mică decît a plămînilor.

Mucoasa bucofaringiană, bine vascularizată, folosește pentru schimbul gazos la unii pești *(Periophthalmus),* la multe amfibii și la unele reptile.

Mucoasa intestinală, la *Cobitis, la Misgurnus,* în anumite condiții, poate îndeplini aceeași funcție.

Vezicula gazoasă („înotătoare") la holostei *(Lepidosteus, Amia)* sau la unii teleostei *(Umbra)* este bine vascularizată, este alveolizată și folosește pentru respirație.

Pentru schimbul gazos, unele specii de pești mai prezintă următoarele organe : *saci cu aer,* — diverticuli ai cavităților branhiale — (la *Saccobranchus* (fig. XXIV.14) *organe arborescente* — provenite din modificarea unor lamele branhiale — (la *Clarias,* fig. XXIV.15), *organul labirintic* — provenit din cutarea mucoasei epibranhiale — (la *Anabas,* fig. XXIV.16).

Organele accesorii au fost dobîndite mai tîrziu în evoluție, printr-o adaptare mai recentă la viața amfibie.

1.5. **Mecanismele respirației**

La *ciclostomi* circulația apei este determinată de mișcarea velumului — un perete ce separă cavitatea bucală de cea faringiană. Apa intră prin gură sau, la *Myxine,* prin canalul nazopalatin și după ce trece prin pungile branhiale este expulzată la exterior prin fante. La *Petromyzon,* cînd acesta este fixat cu ventuza bucală, apa este aspirată și expulzată prin fantele branhiale externe ca urmare a acțiunii mușchilor din pereții pungilor branhiale.

La condrihtieni mecanismul respirației se realizează în trei timpi succesivi ca urmare a activității unor grupe de mușchi (coracobranhiali, coracohioidieni, adductori și interbranhiali). În timpul unu se mărește cavitatea bucofaringiană și apa intră prin gură sau prin spiracule — nu poate intra prin fantele branhiale din cauza clapelor ce acționează ca niște supape. În timpul doi se micșorează cavitatea bucofaringiană concomitent cu mărirea cavităților branhiale și apa trece în acestea din urmă. În timpul trei, cavitățile branhiale se micșorează și apa este expulzată la exterior prin îndepărtarea clapelor. La peștii osoși sînt necesari numai doi timpi.

Respirația pulmonară se face prin înghițirea aerului.

La amfibieni mecanismul respirației buco-faringiene este asigurat de coborîrea și ridicarea planșeului bucal care determină intrarea și respectiv eliminarea aerului prin nările ce rămîn permanent deschise.

Mecanismul respirației pulmonare se realizează în felul următor: planșeul cavității bucale coboară și aerul intră prin nări; se închid apoi nările și prin ridicarea planșeului bucal aerul este împins — înghițit — ajungînd în plămîni. Se deschid apoi nările și aerul din plămîni este împins afară datorită pe de o parte elasticității plămînilor și pe de altă parte datorită contracției musculaturii corpului.

La reptile mecanismele respirației sînt mai diverse. Unele înghit aerul datorită coborîrii și ridicării planșeului cavității bucale, mișcări sincronizate cu deschiderea și închiderea nărilor (șopîrle, broaște țestoase). La broaștele țestoase intrarea și ieșirea aerului din plămîni este facilitată și de mișcările ritmice — înainte și înapoi — ale capului și gîtului ca și de mișcările făcute de membre în timpul mersului.

Respirația pulmonară la multe reptile este asigurată și de contractarea și relaxarea musculaturii intercostale.

La păsări mecanismele respirației diferă după cum acestea sînt sau nu în zbor. În repaus respirația este asigurată de contractarea și relaxarea musculaturii intercostale. Cînd volumul cavității toracice crește, aerul intră în plămîni și în sacii cu aer. Cînd volumul ei scade, drumul aerului este invers.

În timpul zborului cutia toracică devine relativ rigidă. Ca urmare, însă, a acțiunii musculaturii aripilor asupra sacilor cu aer, în special asupra celor abdominali, aerul intră și iese din saci trecînd prin plămîni. Sacii acționează asupra acestora ca niște adevărate foale asigurîndu-le o puternică ventilație. Eficiența crescută a respirației este explicată prin aceea că plămînii n-au aer rezidual și că într-un ciclu respirator aerul trece de două ori prin plămîni și ca atare fixarea oxigenului se poate face și în inspirație și în expirație.

La mamifere mecanica respirației este asigurată de mușchii intercostali și, mai ales, de mușchiul diafragmatic.

2. EVOLUȚIA SISTEMULUI CIRCULATOR ÎN SERIA VERTEBRATELOR

Sistemul circulator la vertebrate este închis — are vase proprii — și ca atare sîngele și limfa nu vin în contact cu lichidul interstițial. El este constituit din *sistemul circulator sanguin* și din *sistemul limfatic*.

Sîngele — categorie deosebită de țesut conjunctiv — este alcătuit dintr-o componentă lichidă, *plasma*, în care se găsesc *elementele figurate* — globule roșii, globule albe și trombocite sau plachete sanguine.

2.1. Sistemul circulator sanguin la vertebrate

Circulația sîngelui prin vase este asigurată de activitatea *inimii* care se contractă ritmic acționînd ca o pompă aspirorespingătoare. Totalitatea vaselor prin care sîngele circulă centrifug poartă numele de *artere* în timp ce vasele prin care sîngele circulă centripet — față de inimă — poartă numele de *vene*.

Inima provine dintr-un vas ventral care suferă o serie de modificări. În ontogenie, inițial ea are formă tubulară și este constituită din mai multe compartimente ce se succed. Ulterior acest tub se îndoaie și camerele nu se mai dispun una după alta. Primul compartiment (fig. XXIV.17) este reprezentat de *sinusul venos*, locul unde se adună sîngele. Din sinus sîngele trece în *atriu*, apoi în *ventricul* în continuarea căruia se găsește *conul arterial*. Conul are pereții cu structură miocardică și prezintă în interior numeroase valvule. Ulterior, la unele vertebrate, conului i se adaugă — sau îl înlocuiește aproape total — *bulbul arterial* provenit din îngroșarea bazei aortei ventrale. El are structură vasculară — fibre musculare netede — și nu prezintă în interior valvule.

La ciclostomi inima este alcătuită dintr-un sinus venos, un atriu, un ventricul și un con arterial — bulbul arterial este slab dezvoltat; curbarea în S a inimii nu este completă.

La peștii cartilaginoși (subcl. *Selachii)* inima este alcătuită din primele patru compartimente, conul fiind bine dezvoltat (fig. XXIV.18, *a*).

La peștii osoși *(Osteichthyes)* situația se schimbă. La *Holostei* inima prezintă și con și bulb arterial în timp ce la *Teleostei* bulbul arterial capătă o dezvoltare mare înlocuind aproape total conul arterial (fig. XXIV.18, b și c). La vertebratele la care ne-am referit mai sus inima nu are decît un atriu și un ventricul, prin interiorul cărora circulă numai sînge nehematozat (venos).

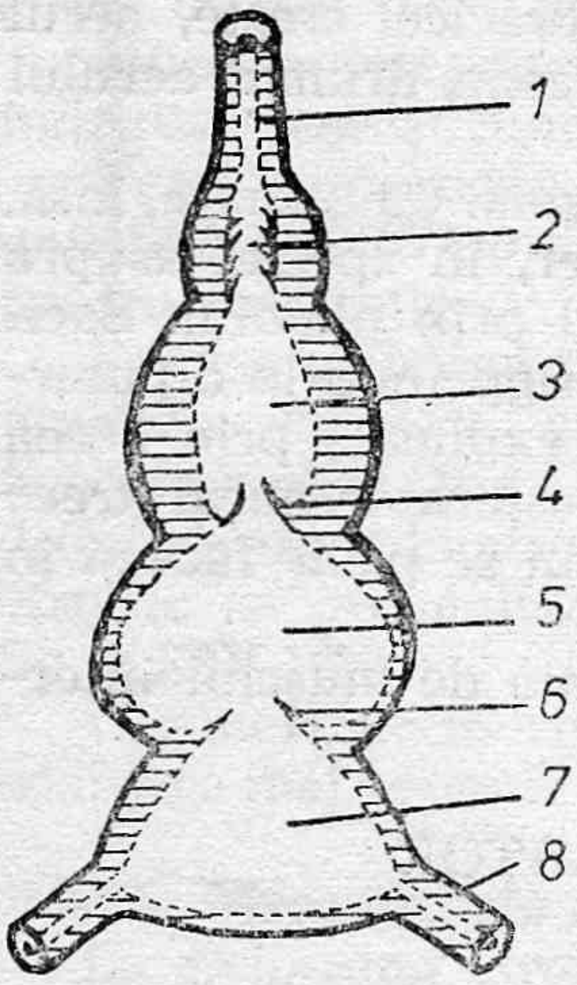


Fig. XXIV.17. Schema inimii embrionare:
1 — aorta ventrală; *2* — conul arterial cu valvule; *3* — ventriculul; *4* — valvulele atrioventriculare; *5* — atriul; *6* — valvule sinoatriale; *7* — sinus venos; *8* — canalul Cuvier.

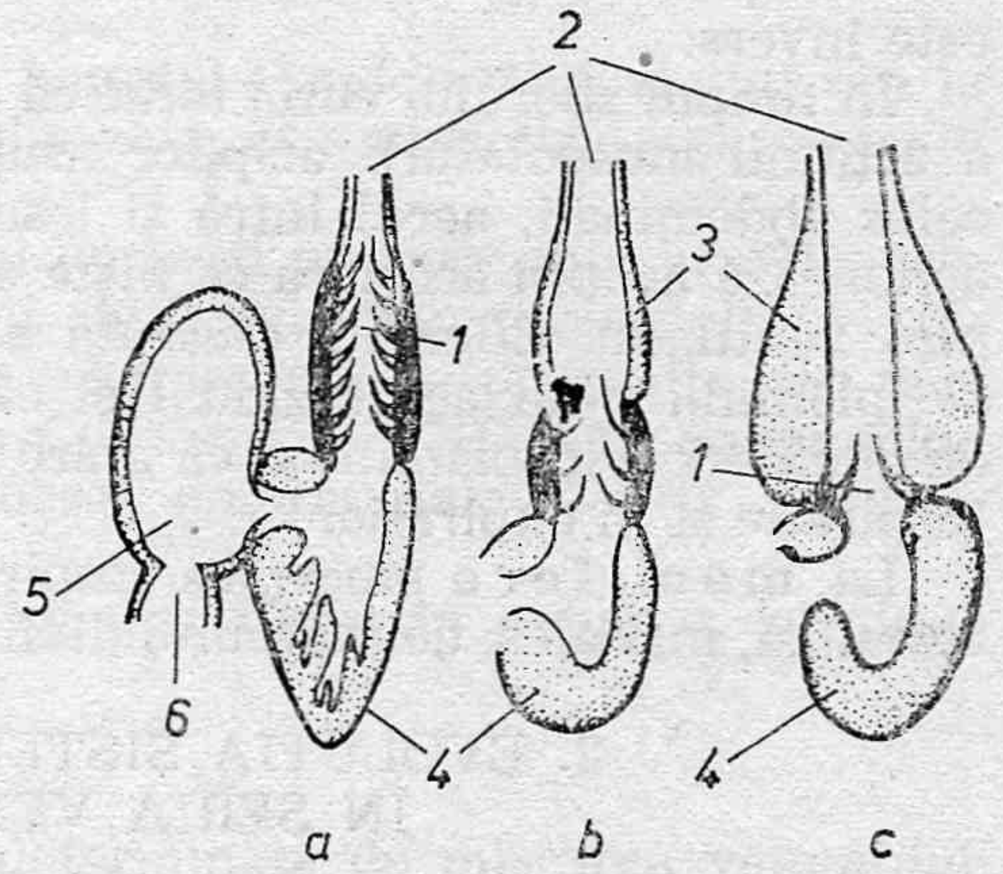


Fig. XXIV.18. Conul și bulbul arterial la pești:
a — selacieni; *b* — Amia; *c* — teleosteeni: *1* — conul arterial cu valvule; *2* — aorta ventrală; *3* — bulbul arterial; *4* — ventriculul; *5* — atriul; *6* — sinus venos.

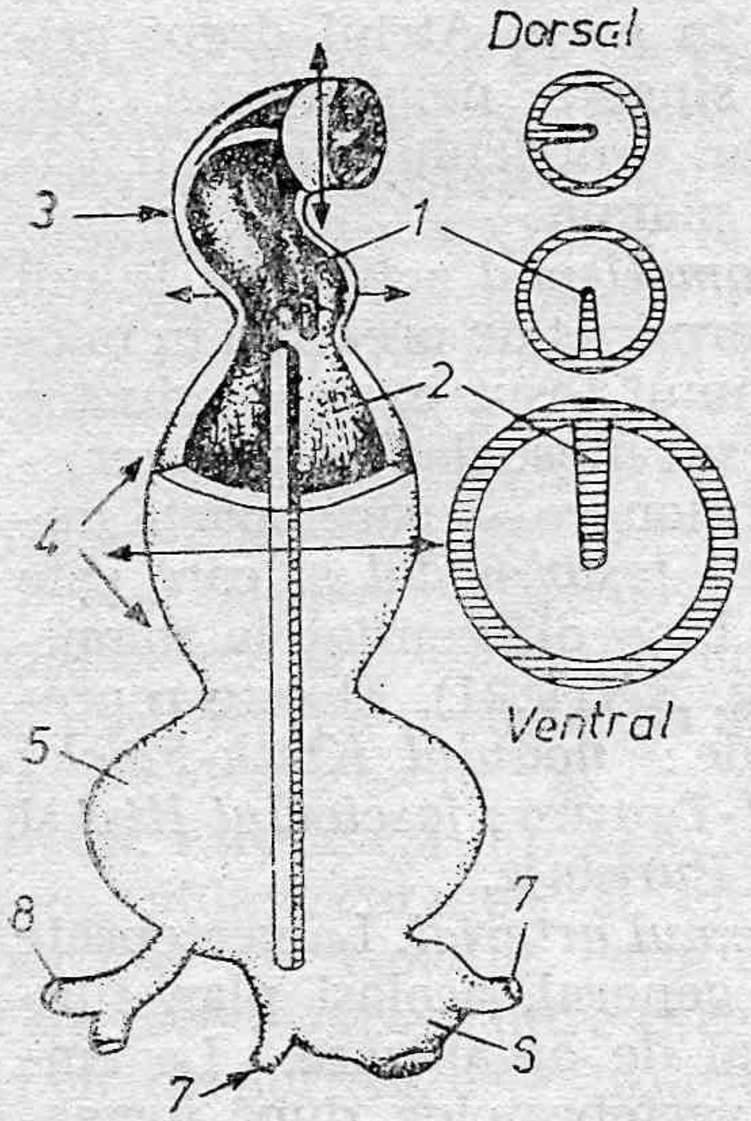


Fig. XXIV.19. Schema inimii la *Neoceratodus*:

1 — valvula spirală; *2* — peretele dorsal; *3* — conul arterial; *4* — ventriculul; *5* — atriul; *6* — sinus venos; *7* — canalul Cuvier; *8* — vena pulmonară.

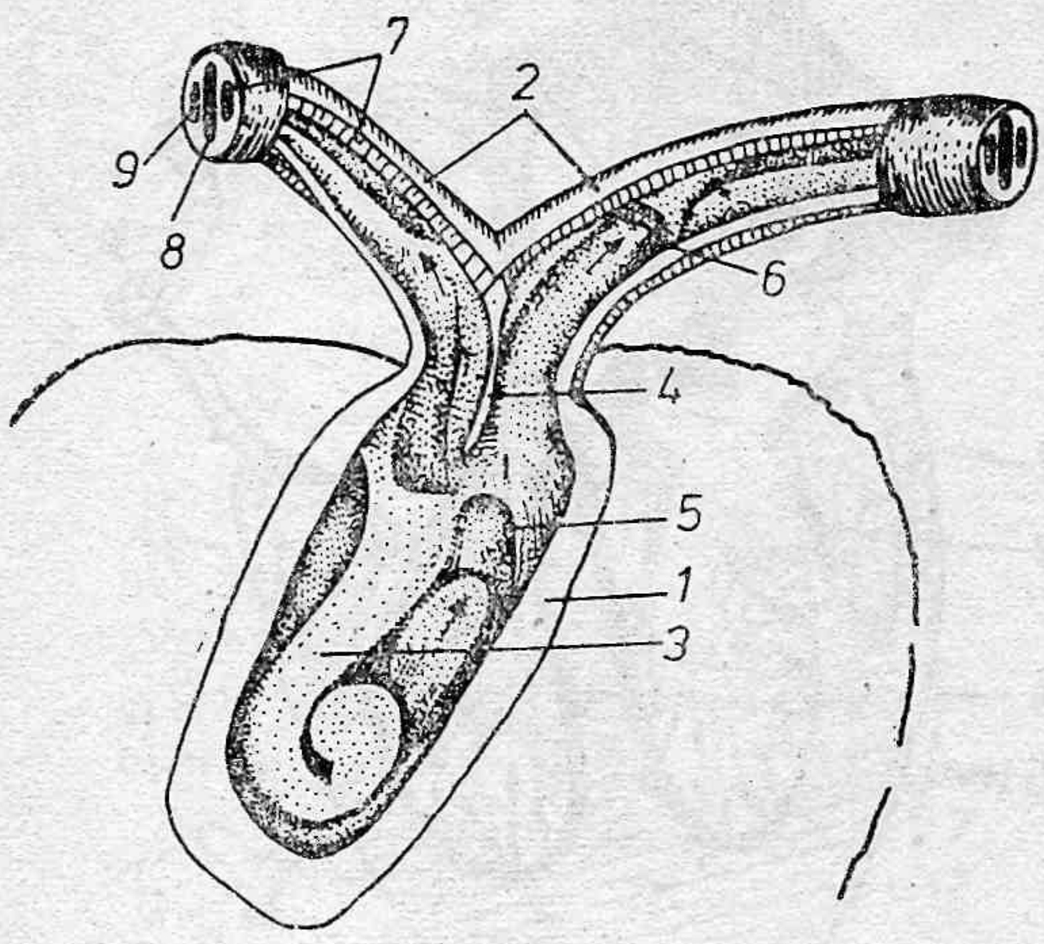


Fig. XXIV.20. Secțiune sagitală prin conul arterial și trunchiurile arteriale la *Rana*:

1 — conul arterial; *2* — trunchiurile arteriale; *3* — valvula spirală a conului; *4* — septul median; *5* — intrarea în canalul pulmocutanat; *6* — intrarea în canalul aortic; *7* — canalul carotidian; *8* — canalul aortic; *9* — canalul pulmocutanat.

Apariția plămînilor, a unei respirații și a unei circulații pulmonare —*Brachiopterygii* și *Dipnoi* dintre peștii actuali — au dus și la unele modificări ale inimii. La *Dipnoi*, o cută dorsală a endocardului împarte incomplet și atriul și ventriculul, iar valvulele conului arterial, unite între ele, împart interiorul conului în două rampe, incomplet sau complet separate între ele (fig. XXIV.19). Sîngele hematozat circulă prin partea stîngă a inimii, dar se poate amesteca cu cel nehematozat.

La amfibieni inima prezintă două atrii ce comunică între ele *(Urodela)* sau sînt complet separate și inegale *(Anura)*. Atriul stîng primește sîngele hematozat de la plămîni care însă se amestecă — mai mult sau mai puțin — la nivelul ventriculului. Conul arterial este și el împărțit în două de o valvulă ce se continuă în fiecare trunchi arterial în lungul căruia mai apare cîte un perete, împărțindu-l în trei rampe, din care se vor continua cele trei perechi de arcuri aortice (fig. XXIV.20). Sinusul venos este prezent și bine dezvoltat.

Reptilele au inima alcătuită din două atrii complet separate între ele și dintr-un ventricul ce prezintă, în interior, un perete ce-l separă incomplet. Sinus venos întîlnim la *Sphenodon* și la unele broaște țestoase. La crocodilieni ventriculul este complet separat așa, încît inima este alcătuită din două atrii și două ventricule. În marea majoritate a cazurilor — după unii la toate reptilele — sîngele hematozat se amestecă cu cel nehematozat.

La păsări și la mamifere inima este alcătuită din două atrii și două ventricule, fiecare din acestea complet separate între ele. Atriul stîng primește sîngele hematozat de la plămîn, iar ventriculul stîng îl

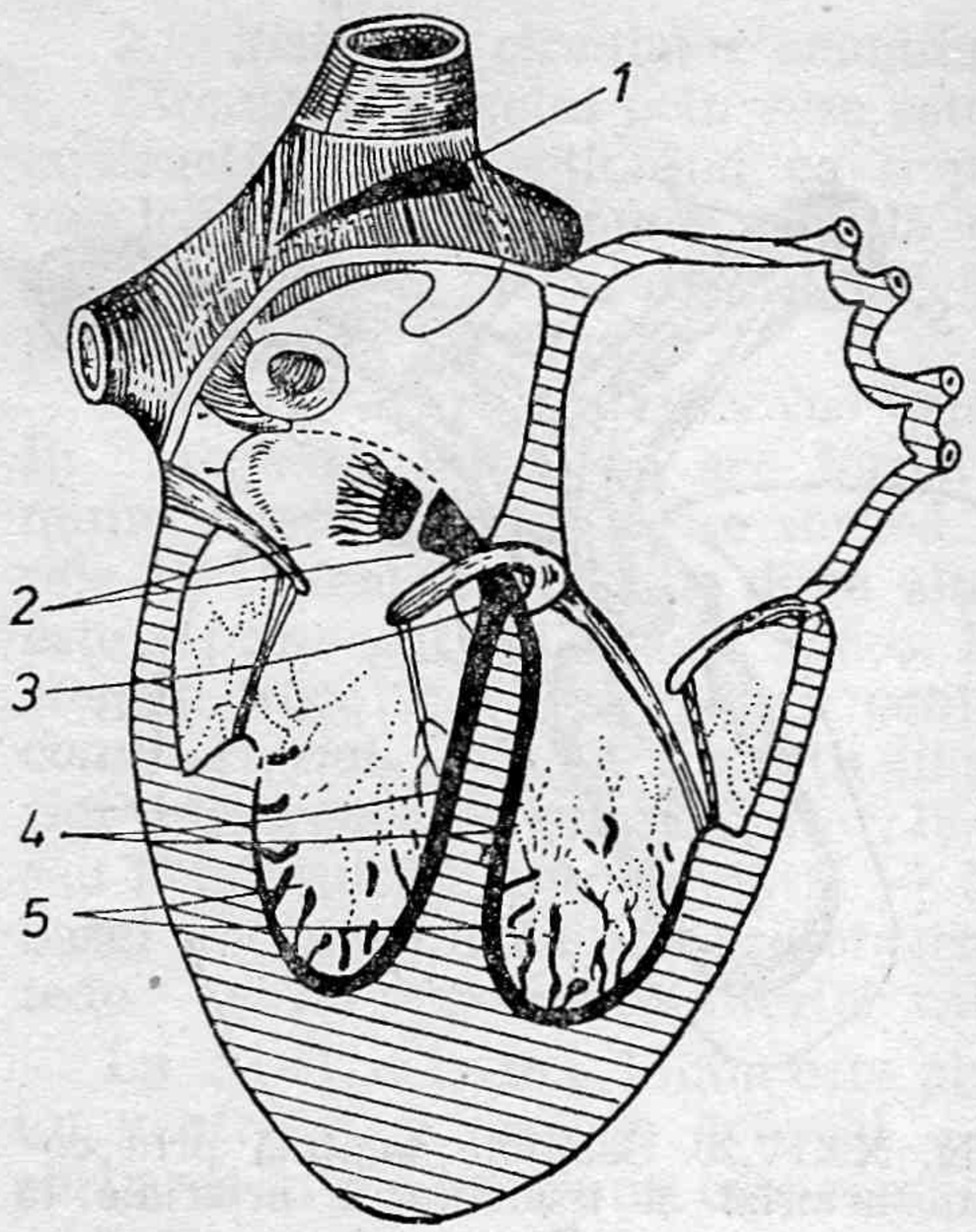


Fig. XXIV.21. Schemă arătînd dispoziția țesutului nodal în inima de la om :

1 — nodulul Keith-Flack ; *2* — nodulul Aschoff-Tawara; *3* — trunchiul fasciculului Hiss; *4* — ramurile fasciculului Hiss; *5* — rețeaua Purkinje.

trimite în corp. Atriul drept primește sîngele nehematozat din corp, iar ventriculul drept îl trimite la plămîn.

Automatismul activității inimii este determinat de prezența în miocard a unui țesut excitoconductor — un țesut muscular cu caracteristici embrionare — care poartă numele de *țesut nodal* și care este foarte bine diferențiat la mamifere (fig. XXIV.21). El este reprezentat de : *nodulul Keith-Flack ; Aschoff-Tawara ; fasciculul Hiss* și *rețeaua Purkinje.*

Sistemul arterial. La vertebrate are, în general, același plan fundamental de organizare. La embrionii vertebratelor, după formarea inimii apare un vas ventral — *aorta ventrală* — din care se ramifică, de regulă, 6 perechi de arcuri arteriale ce se dirijează către *aorta dorsală.*

Sistemul arterial poate fi divizat în *sistemul arterial central* — arterele din regiunea branhială (faringiană) și cele din imediata apropiere a inimii — și *sistemul arterial periferic,* care grupează arterele ce se desprind din primul sistem și care irigă pereții corpului, membrele și organele viscerale.

Sistemul arterial central. La ciclostomi, de pe *aorta ventrală* se desprind un număr de *artere branhiale aferente* ce se corelează cu numărul de branhii — 7 la *Petromyzon* și pînă la 14 la *Bdellostoma.* După ce trece prin capilarele de la nivelul branhiilor, sîngele se adună în *arterele branhiale eferente* care ajung în *rădăcinile aortei dorsale.* În partea anterioară rădăcinile se unesc într-un *cerc cefalic* de pe care se desprind *arterele carotide* ce duc sîngele la cap. În partea posterioară rădăcinile se continuă cu *aorta dorsală* de pe care se desprind *arterele somatice* și *viscerale.*

La pești cartilaginoși (Chondrichthyes) numărul arterelor branhiale aferente scade, corelîndu-se cu numărul fantelor branhiale (7 ; 6 sau 5). Numărul arterelor branhiale eferente este în principiu dublu — cîte două de fiecare holobranhie.

La teleostei *(Osteichthyes)* numărul arterelor branhiale aferente și eferente este și mai redus : numai 4 (III—VI) (fig. XXIV 22,b) ; dacă numărul de holobranhii este și mai scăzut, așa cum e cazul la dipnoi, atunci unele arcuri arteriale — primul sau primul și al doilea — rămîn întregi, ele nemaifiind întrerupte de rețeaua de capilare.

Prezența plămînilor la dipnoi aduce și alte modificări sistemului circulator. Toate arterele branhiale aferente se desprind foarte aproape de

conul arterial, iar de pe ultima pereche de artere branhiale eferente se desprind *arterele pulmonare* (fig. XXIV.22, c).

Amfibiile urodele conservă 4 arcuri branhiale, în timp ce anurele numai 3 arcuri. La acestea din urmă, arcul III va da naștere *carotidelor*, arcul IV, *cîrjelor aortice*, iar arcul VI, *arterelor pulmo-cutanee*. Arcul V se păstrează la urodele. La acestea este prezent și *canalul Botal*, care leagă între ele arterele pulmo-cutanee și cîrjele aortice, iar *canalul carotidian* care face legătura între carotide și cîrjele aortice, este întîlnit, de exemplu, la *Triturus*.

La reptile trunchiul arterial comun — aorta ventrală și conul arterial nu se mai păstrează. Cele trei artere — cîrja aortică dreaptă și stîngă și artera pulmonară — pornesc direct din ventricul. Și la acest grup de vertebrate persistă perechile de arcuri III, IV și VI, din care se formează carotidele — ce se desprind de pe cîrja aortică dreaptă —, cîrjele aortice și artera pulmonară (fig. XXIV.22, g). La unele reptile mai pot fi întîlnite *canalul carotidian (Lacerta)* sau *canalul Botal (Sphenodon)*, iar cele două cîrje pot comunica la baza lor prin *orificiul Panizza (Crocodilia)*.

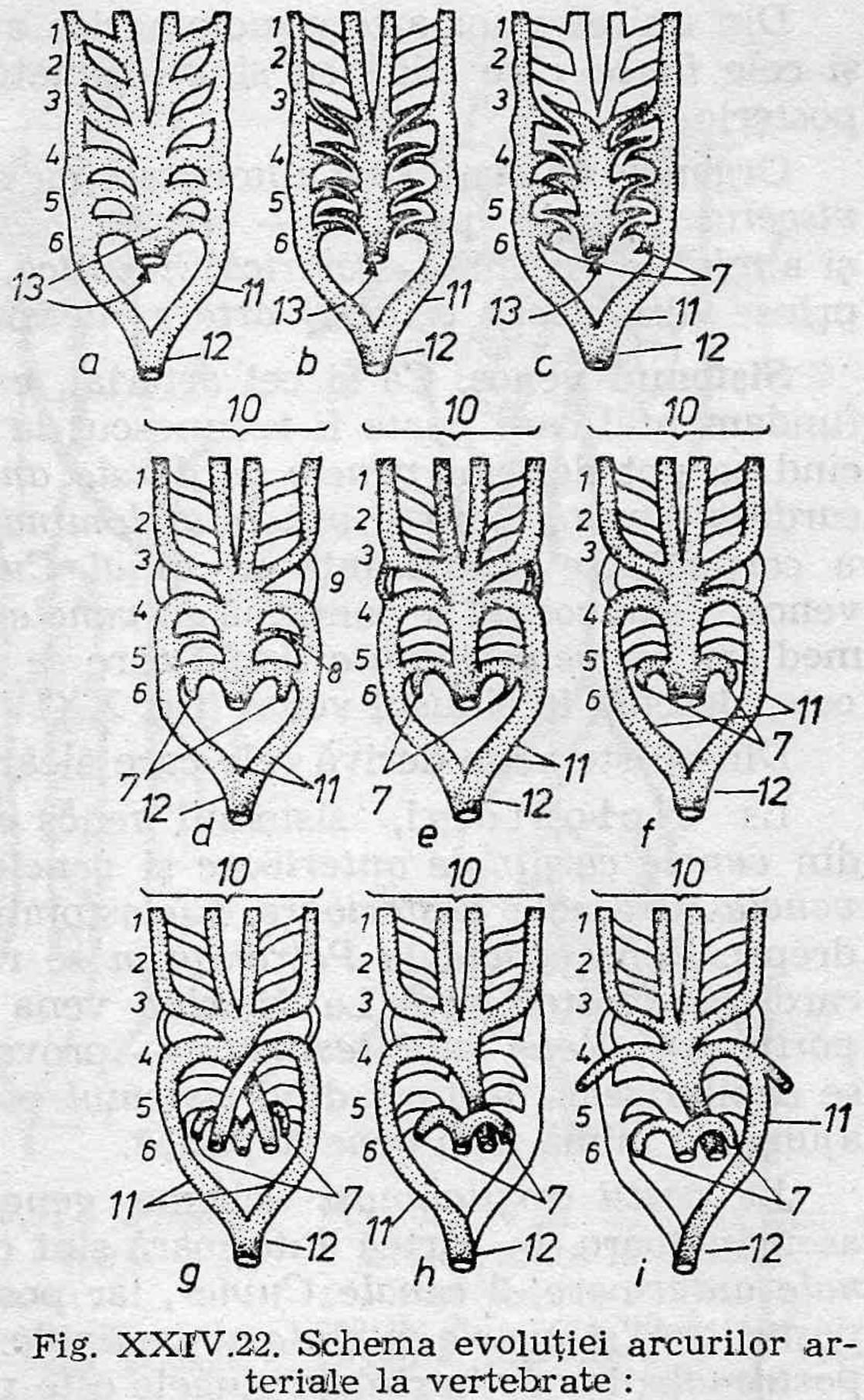


Fig. XXIV.22. Schema evoluției arcurilor arteriale la vertebrate :
a — embrion de vertebrat; *b* — Teleostei; *c* — Dipnoi ; *d* — Salamandra ; *e* — Triturus ; *f* — Rana ; *g* — reptile; *h* — păsări; *i* — mamifere. *1 . . . 6* — arcuri arteriale; *7* — artere pulmonare; *8* — canalul lui Botal; *9* — canalul carotidian; *10* — carotidele; *11* — cîrjele aortice; *12* — aorta dorsală; *13* — aorta ventrală.

La păsări, ca și la mamifere, sistemul arterial central se formează pe schema arcurilor embrionare III, IV și VI. *Arterele carotide* și *subclaviculare* se desprind de pe *cîrja aortică* unică. Față de reptile, păsările conservă *cîrja aortică dreaptă* în timp ce mamiferele conservă *cîrja aortică stîngă*. Aorta pleacă din ventriculul stîng în timp ce artera pulmonară pleacă din ventriculul drept.

Sistemul arterial periferic. Sistemul arterial periferic se constituie din arterele ce se desprind din sistemul arterial central. În regiunea capului sîngele este adus de arterele ce se desprind, în majoritatea cazurilor, din carotide. *Din aortă*, care în partea ei terminală se continuă cu *artera codală*, se ramifică *arterele somatice*, cu o evidentă dispoziție metamerică la vertebratele inferioare, *arterele intercostale, dorso-lombare* și *sacrale*.

Din unirea unor artere metamerice au rezultat *arterele subclaviculare* și cele *iliace* care irigă cu sînge hematozat membrele anterioare și cele posterioare.

Organele interne sînt alimentate cu sînge hematozat de către *arterele viscerale*; unele perechi — *renale, ovariene, spermatice, urogenitale* și altele neperechi — *gastrică, hepatică, splenică, pancreatică* (toate desprinse din *artera celiacă) artera mezenterică anterioară și posterioară.*

Sistemul venos. Ca și cel arterial, este și el constituit după un plan fundamental care poate fi recunoscut la începutul dezvoltării embrionare cînd se pot deosebi *venele cardinale anterioare, venele jugulare, venele cardinale posterioare* și *venele abdominale laterale*. Venele de pe o latură a corpului se adună într-un *canal Cuvier* ce se deschide în sinusul venos. *Vena codală* se continuă cu *venele cardinale posterioare*, iar pe linia mediană cu *vena subintestinală* care se ramifică întîlnind *venele viteline* ce se deschid în sinusul venos (fig. XXIV.23).

Din aceste vene derivă cele care alcătuiesc sistemul venos de la adulți.

La ciclostomi, sistemul venos este format — anterior inimii — din *venele cardinale anterioare* și *venele jugulare* și — posterior — din *venele cardinale posterioare*. Ciclostomii au un singur *canal Cuvier* (cel drept). *Vena codală* la *Petromyzon* se ramifică și se continuă cu venele cardinale posterioare. La *Myxine* vena codală se ramifică dînd *venele portrenale*. *Vena subintestinală* — provenind din vena vitelină stîngă — se capilarizează la ficat dînd *sistemul port-hepatic*, iar de la ficat sîngele ajunge la inimă prin *vena hepatică.*

La *peștii cartilaginoși* schema generală a circulației venoase este asemănătoare. În partea anterioară sînt două *vene jugulare*, 2 *vene cardinale anterioare*, 2 *canale Cuvier*, iar posterior se găsesc *venele cardinale posterioare* și *venele laterale abdominale*. *Vena codală* se bifurcă în *venele portrenale*, iar de la rinichi sîngele este preluat de venele cardinale posterioare (fig. XXIV.24). Vena vitelină stîngă va da naștere *venei subintestinale* ce se va capilariza la nivelul ficatului — *venă porthepatică*. De la ficat sîngele venos ajunge în sinus prin *venele hepatice*. Să reținem, de asemenea, că sîngele venos de la aripioarele pectorale, prin *venele subclaviculare*, ajunge în *canalele Cuvier*, iar cel de la aripioarele abdominale, prin *venele iliace*, ajunge în venele abdominale laterale.

La teleostei *(Osteichthyes)* venele abdominale laterale lipsesc, iar venele iliace se deschid în venele cardinale posterioare.

La dipnoi (tot din *Osteichthyes*) se înscriu o serie de modificări remarcabile. Venele abdominale laterale se contopesc în una singură. Vena cardinală posterioară dreaptă se transformă în vena *cavă posterioară*. De la plămîni, prin intermediul *venelor pulmonare*, sîngele hematozat ajunge la inimă nu în sinusul venos ci direct în partea stîngă a ventriculului.

La amfibiile inferioare *(Urodela)* sistemul venos este format din două *cave anterioare* — provenite din *canalele Cuvier* la care vin *venele cardinale anterioare, venele jugulare, venele subclaviculare, venele cutanee* și *venele cardinale posterioare*. *Vena cavă posterioară* este prezentă și bine dezvoltată (fig. XXIV.25). *Vena codală* se ramifică și dă *venele portrenale*. O parte din sîngele din vena codală la care se adaugă și cel de la membrele posterioare *(venele iliace)*, se dirijează către ficat prin *vena abdominală*. Sîngele hematozat de la plămîni este adus la inimă de

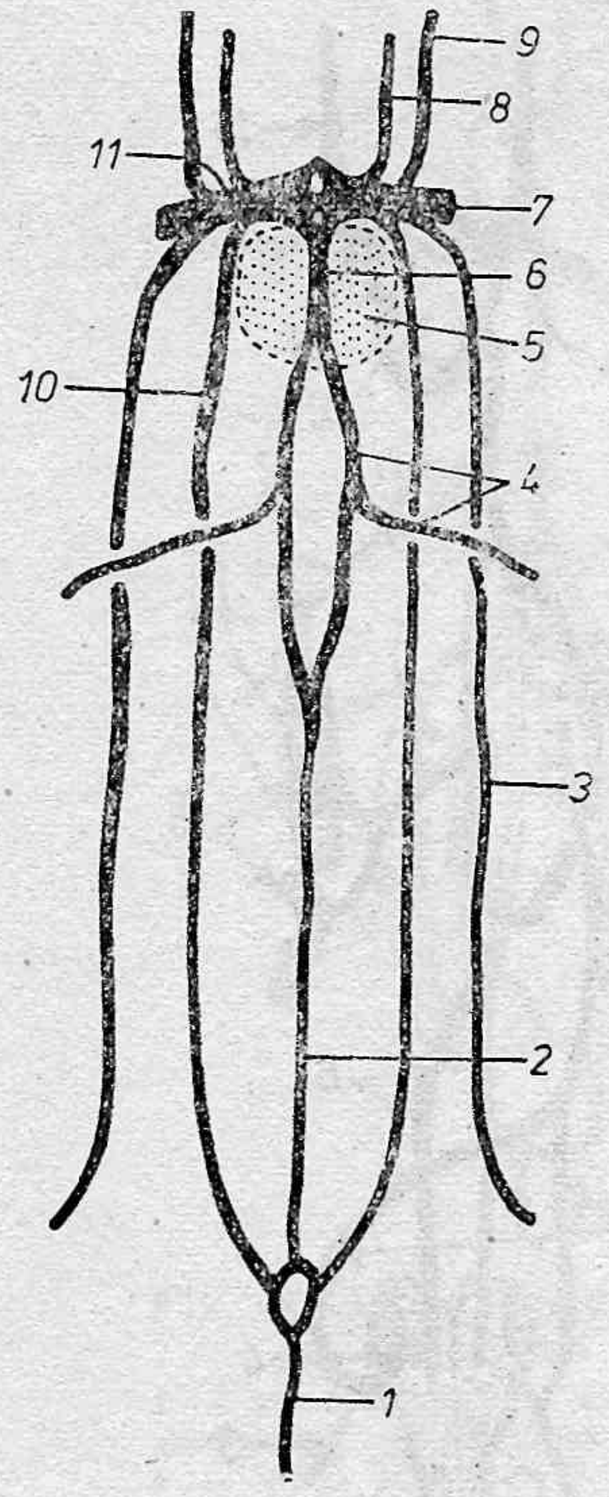


Fig. XXIV.23. Schema sistemului venos primitiv din care a derivat sistemul venos al vertebratelor :
1 — vena codală; *2* — vena subintestinală; *3* — vena abdominală laterală; *4* — venele viteline; *5* — schița ficatului; *6* — canalul venos ; *7* — canalul Cuvier ; *8* — vena jugulară ; *9* — vena cardinală anterioară ; *10* — vena cardinală posterioară; *11* — sinusul venos.

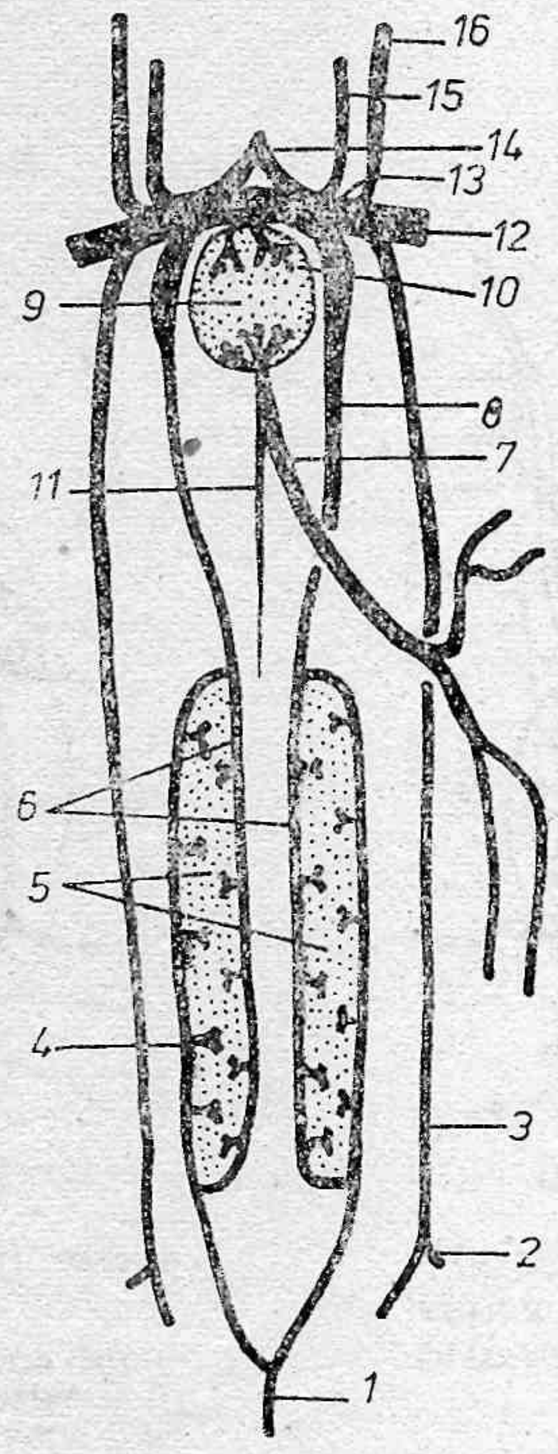


Fig. XXIV.24. Schema sistemului venos la pești :
1 — vena codală; *2* — vena iliacă; *3* — vena abdominală laterală; *4* — vena portrenală; *5* — rinichi; *6* — vene subcardinale ; *7* — vena porthepatică ; *8* — vena cardinală posterioară; *9* — ficatul; *10* — vene hepatice; *11* — venă subintestinală; *12* — vena subclaviculară; *13* — canalul Cuvier; *14* — sinus venos; *15* — venă jugulară; *16* — venă cardinală anterioară.

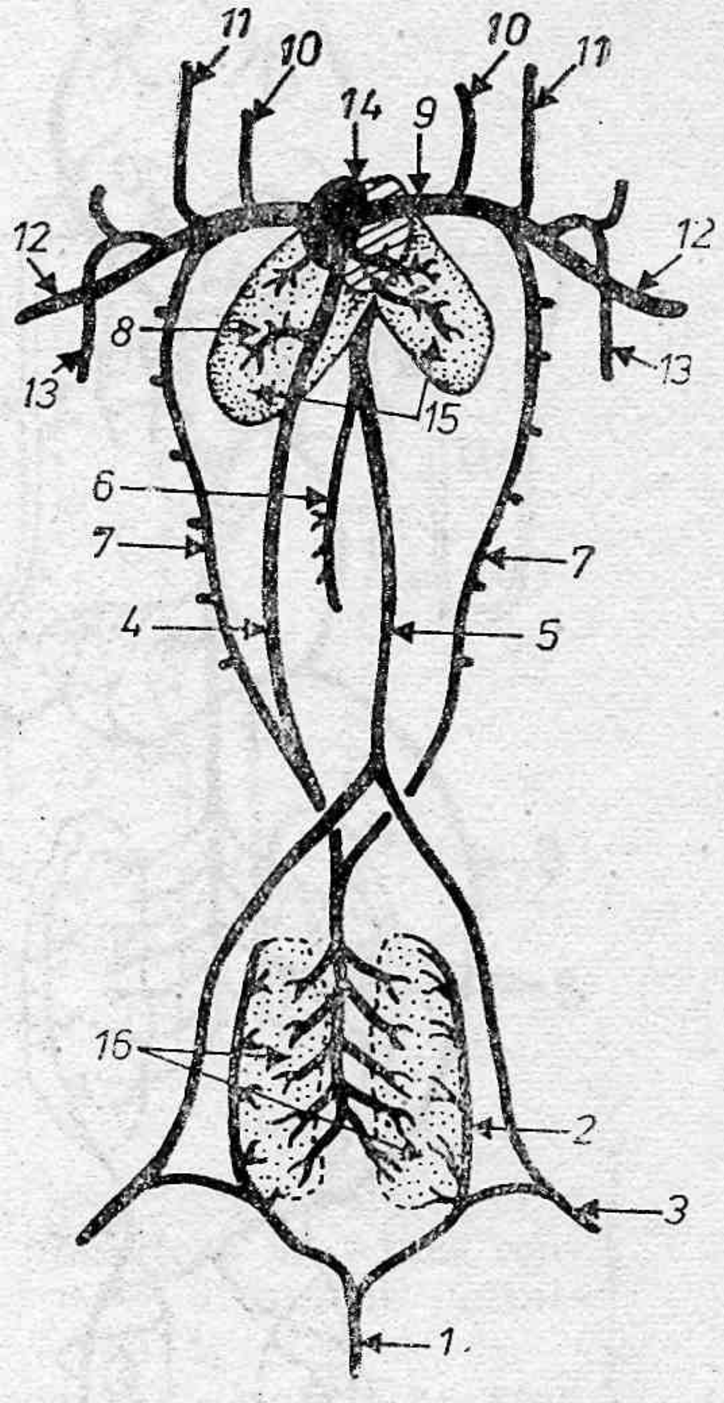


Fig. XXIV.25. Schema sistemului venos la urodele :
1 — vena codală ; *2* — vena portrenală; *3* — vena iliacă; *4* — vena cavă posterioară; *5* — vena abdominală; *6* — venă porthepatică; *7* — vene cardinale posterioare ; *8* — venă hepatică; *9* — canalul Cuvier ; *10* — vene cardinale anterioare ; *11* — vene jugulare ; *12* — vene subclaviculare ; *13* — vene cutanee ; *14* — inima ; *15* — ficat ; *16* — rinichi.

venele pulmonare. Există, de asemenea și un *sistem porthepatic*. Sîngele venos de la tubul digestiv ajunge la ficat prin *vena porthepatică*, iar de aici ajunge în cava posterioară prin *vena hepatică*.

La *Anura* schema circulației venoase se menține aceeași cu deosebirea că venele cardinale anterioare devin jugulare externe, iar venele cardinale posterioare dispar (fig. XXIV.26).

Sistemul venos de la r e p t i l e este asemănător cu cel de la amfibiile anure. Prezintă două cave anterioare, o cavă posterioară, un sistem portrenal și unul porthepatic și o venă abdominală ce leagă între ele cele două sisteme port. Să adăugăm, de asemenea, prezența venelor pulmonare (fig. XXIV.27).

La p ă s ă r i sistemul venos este format din două *vene cave anterioare*, care încep de la locul de confluență al *venelor jugulare* cu cele *subclaviculare* și din *vena cavă posterioară*. Și la păsări, din *venele codale*, care se

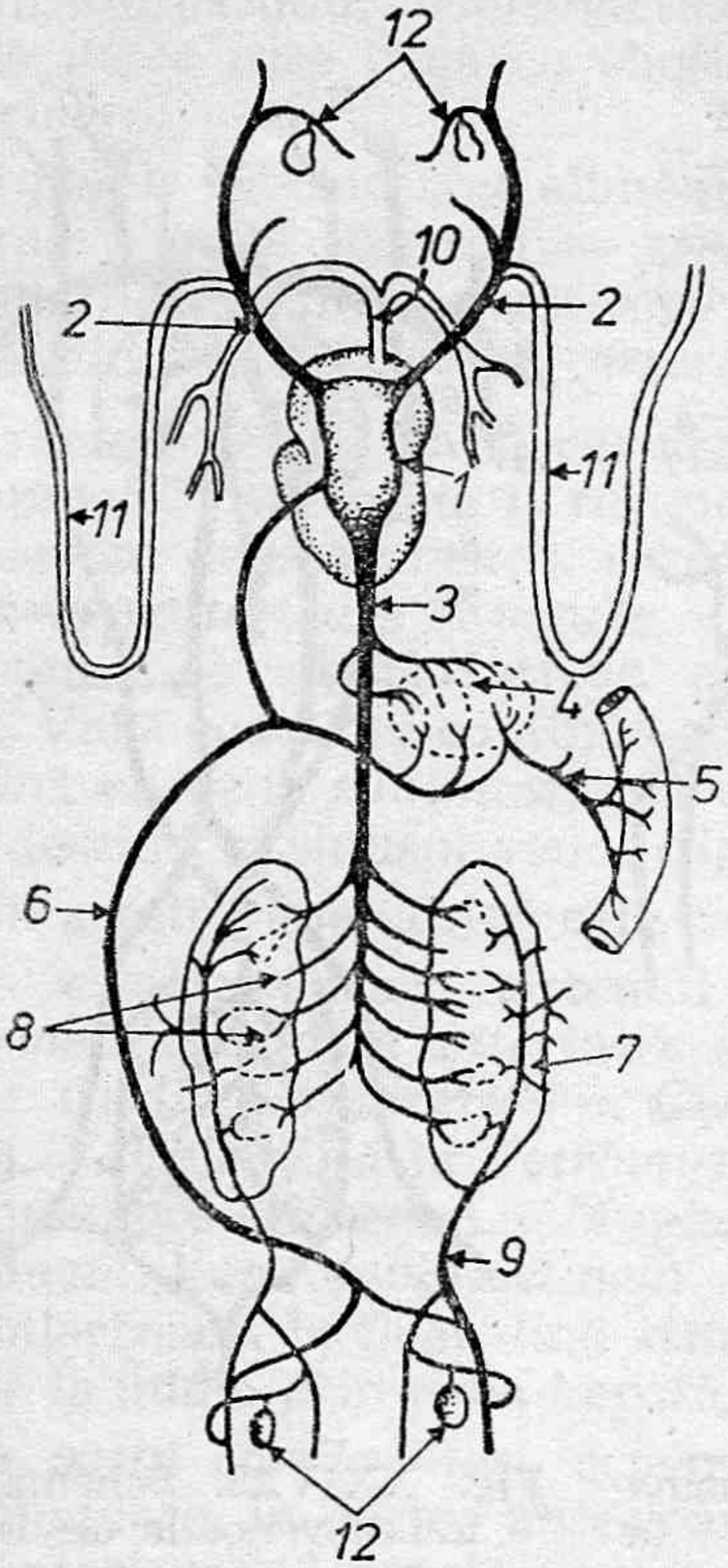


Fig. XXIV.26. Schema sistemului venos la *Rana* :

1 — sinusul venos; *2* — venele cave anterioare; *3* — vena cavă posterioară; *4* — vena hepatică; *5* — vena porthepatică; *6* — vena abdominală; *7* — vena portrenală; *8* — vene renale; *9* — vena iliacă comună; *10* — vena pulmonară; *11* — vena cutanee; *12* — inimi limfatice.

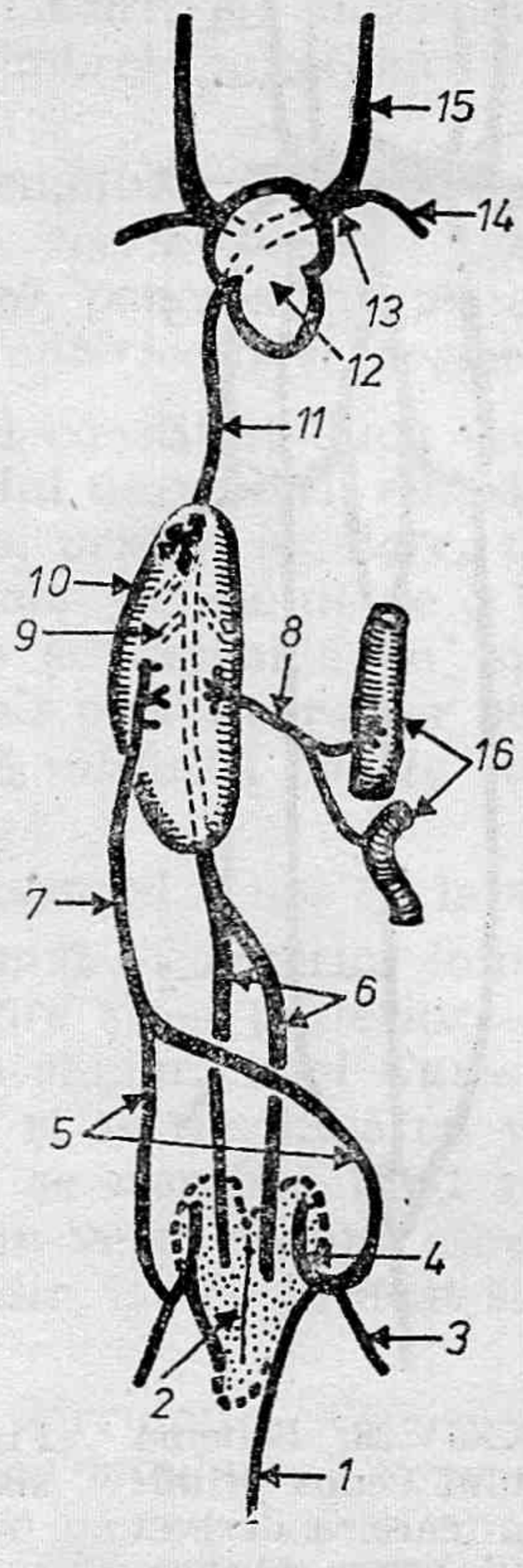


Fig. XXIV.27. Schema sistemului venos la *Lacerta* :

1 — venă codală; *2* — rinichi *3* — venă femurală; *4* — venă portrenală; *5* — vene pelviene; *6* — vene renale; *7* — vena abdominală; *8* — vena porthepatică; *9* — ficat; *10* — venă hepatică; *11* — venă cavă posterioară; *12* — inima; *13* — vena cavă anterioară; *14* — venă subclaviculară; *15* — venă jugulară.

continuă cu *venele hipogastrice,* se ramifică *venele renale aferente — portrenale* —, care după ce primesc venele iliace și femurale se deschid, printr-o valvulă, în *venele renale eferente.* Numai o parte din sîngele venos trece prin sistemul de capilare de la rinichi și ajunge în *venele renale eferente.* Tot din venele hipogastrice se desprinde *vena coccigio-mezenterică* ce se leagă de *vena porthepatică,* motiv pentru care unii biologi o omologhează cu *vena abdominală* (fig. XXIV.28).

La **mamifere** sistemul venos este constituit din următoarele vase principale : două *vene cave anterioare — Prototheria, Metatheria* și unele grupe din *Eutheria* — sau numai o venă cavă anterioară — *Edentata, Cetacea, Primates* — și *vena cavă posterioară.* Aceasta din urmă colectează sîngele venos din cea mai mare parte a corpului. De reținut că la mamifere sistemul portrenal dispare, menținîndu-se numai sistemul porthepatic.

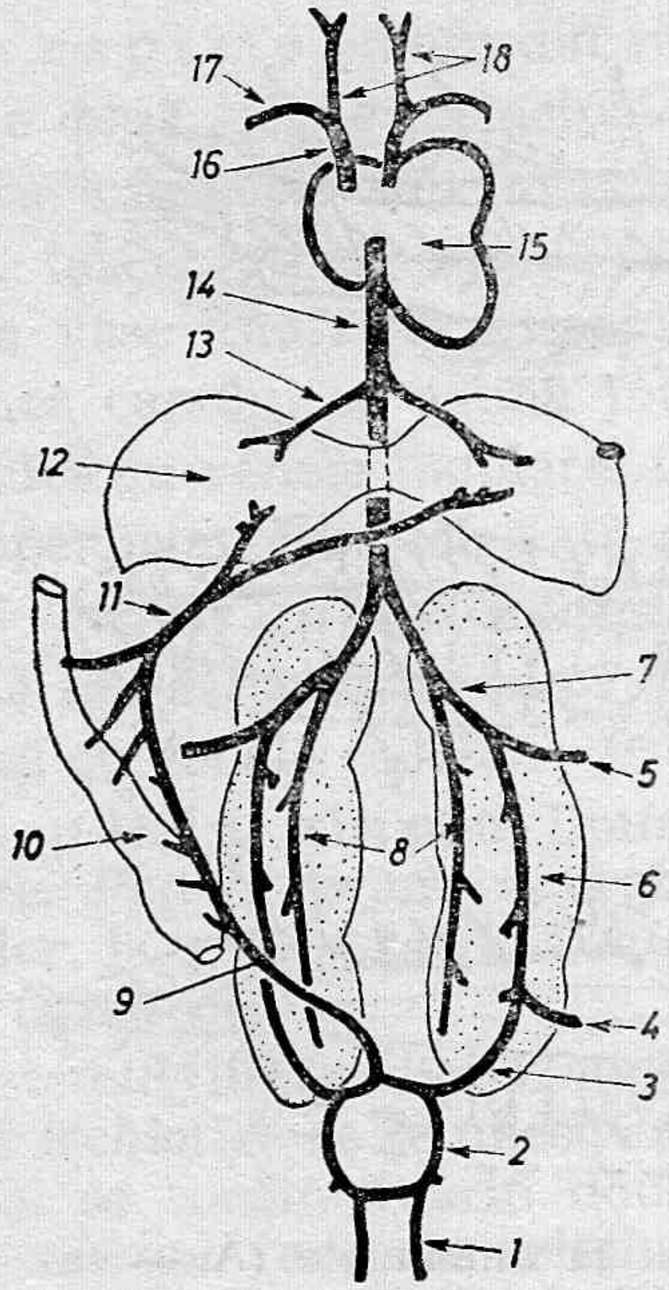


Fig. XXIV.28. Sistemul venos la păsări :

1 — vena codală; *2* — vena hipogastrică; *3* — vena portrenală; *4* — vena sciatică; *5* — vena iliacă; *6* — rinichi; *7* — valvulă; *8* — vene renale eferente; *9* — vena cocigiomezenterică; *10* — intestin; *11* — vena porthepatică; *12* — ficat; *13* — venă hepatică; *14* — vena cavă posterioară; *15* — inima; *16* — venă cavă anterioară; *17* — venă subclaviculară; *18* — vene jugulare.

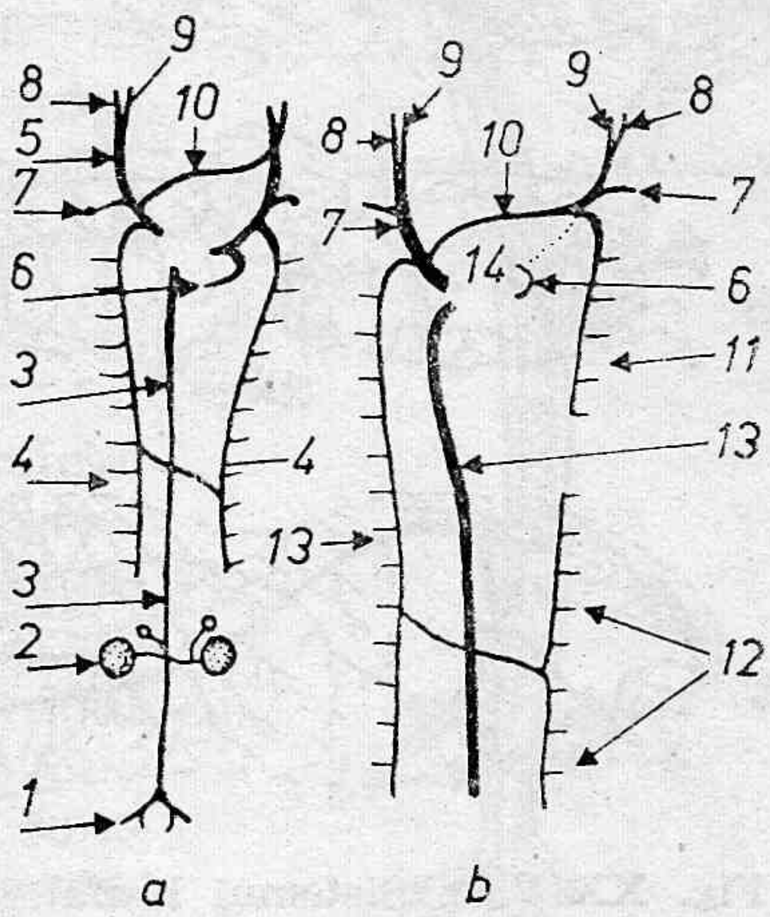


Fig. XXIV.29. Schema sistemului venos la mamifere (*a* — faza embrionară ; *b* — dispoziție definitivă) :

1 — vena iliacă; *2* — rinichi; *3* — vena cavă posterioară; *4* — vena cardinală posterioară; *5* — vena cardinală anterioară; *6* — vena coronară ; *7* — vena subclaviculară; *8* — vena jugulară internă; *9* — vena jugulară externă; *10* — vena nenumită; *11* — vena intercostală superioară ; *12* — vena hemiazigos; *13* — vena azigos ; *14* — vena cavă superioară.

Din venele cardinale posterioare se păstrează resturi care poartă numele de *vene toracale anterioare (azigos)* ; acestea sînt fie simetrice, fie asimetrice (hemiazigos) adesea comunicînd între ele printr-o anastomoză (fig. XXIV.29).

2.2. **Sistemul limfatic**

Limfa — formată dintr-o componentă lichidă asemănătoare cu plasma în care se găsesc elementele figurate din seria leucocitelor, mai ales limfocite, circulă printr-un sistem de vase limfatice — *capilare, trunchiuri, canale,* pe traiectul cărora sînt întîlnite o serie de dilatări — *sinusuri, lacune, cisterne* — și unele porțiuni contractile numite *inimi limfatice.*

Sistemul limfatic drenează limfa din țesuturi și o dirijează către sistemul circulator sanguin venos.

La c i c l o s t o m i (*Lampetra*) sistemul limfatic este reprezentat de un *sinus dorsal* așezat în regiunea trunchiului unde se adună limfa care ulterior poate ajunge în venele cardinale posterioare sau în vena codală cu care sinusul comunică. Sînt prezente, de asemenea, două inimi limfatice.

La peștii cartilaginoși sînt prezente două trunchiuri subvertebrale care colectează limfa din corp.

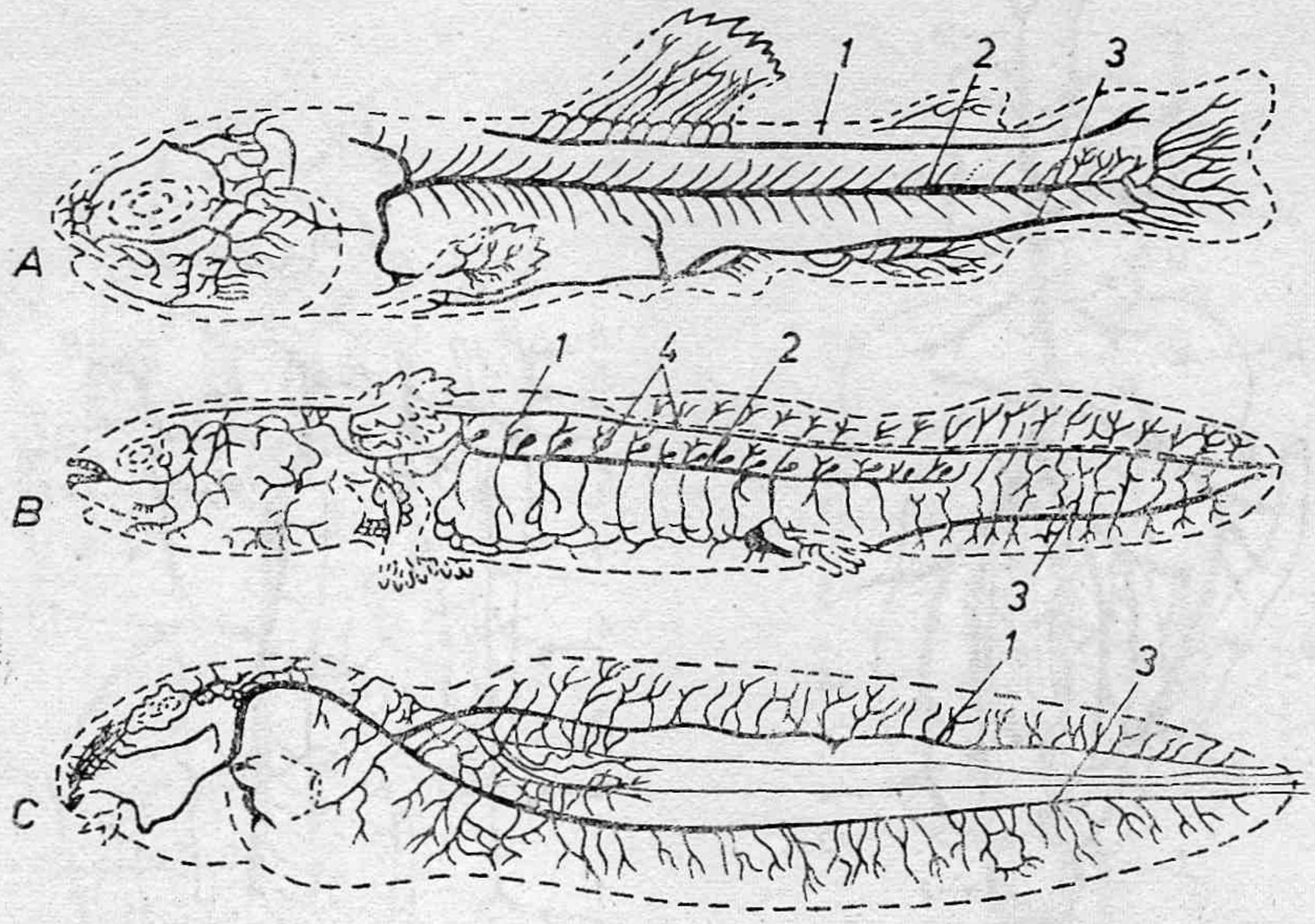


Fig. XXIV.30. Sistemul limfatic superficial la anamniote (A — teleosteean ; B — larvă de urodele ; C — larvă de anure) :
1 — vasul dorsal; *2* — vasul lateral ; *3* — vasul ventral; *4* — inimi limfatice.

La teleostei întîlnim un *sistem limfatic profund,* care prin două *trunchiuri subvertebrale* adună limfa ce ajunge, prin intermediul *sinusului limfatic pericardial,* în sinusul venos.

Sistemul limfatic superficial este format din 4 trunchiuri longitudinale care colectează limfa de sub tegument, se unesc între ele și se deschid în vena codală. La unele specii este prezentă o inimă limfatică alcătuită din două camere.

La amfibii, de asemenea întîlnim un sistem limfatic profund și altul superficial. La urodele, *vasele subvertebrale* ajung în *sinusul subscapular* și apoi în cardinalele anterioare. În lungul *vaselor superficiale* sînt prezente numeroase inimi limfatice (fig. XXIV.30), la *Gymnophiona* ele ajungînd pînă la 200.

La anure sistemul limfatic este alcătuit din saci mari limfatici, în mare parte cu dispoziție subtegumentară (fig. XXIV.31). Aceștia comunică între ei prin orificii — ostii — și au legătură cu venele iliace iar — prin intermediul venelor vertebrale — cu venele subclaviculare. Anurele prezintă 4 inimi limfatice.

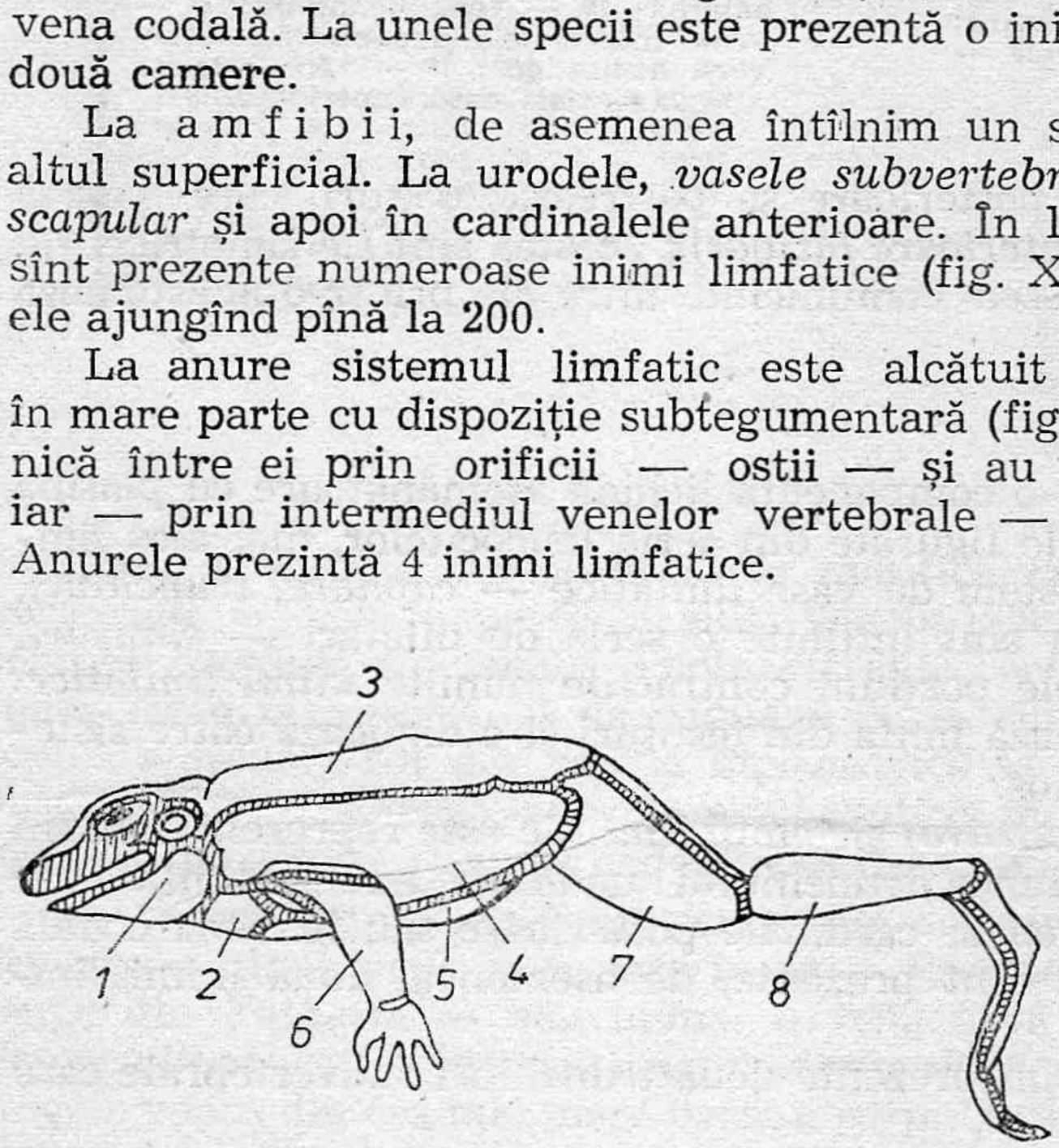


Fig. XXIV.31. Sacii limfatici subcutanați la *Rana :*
1 — sac submaxilar; *2* — sac pectoral ; *3* — sac craniodorsal; *4* — sac lateral; *5* — sac abdominal; *6* — sac branhial; *7* — sac femural; *8* — sac crural.

La r e p t i l e, limfa din corp este colectată de *două canale* principale ce comunică anterior cu venele subclaviculare, iar posterior se unesc într-o *cisternă* în care se varsă și alte vase limfatice viscerale. Limfa din regiunea capului se adună într-un *sinus* ce comunică cu venele jugulare. Limfa sistemului superficial este colectată de două *trunchiuri laterale* și unul *ventral*. În regiunea sacrală se găsesc *două inimi limfatice* ce comunică cu venele codale.

La p ă s ă r i, sistemul limfatic superficial dispare. Pentru prima dată în seria vertebratelor, la unele păsări apar *ganglionii limfatici* (2 perechi).

Sistemul limfatic este alcătuit din două *canale ischiatice* ce se unesc cu *canalele lombare* și se continuă prin două *canale toracice*, adesea anastomozîndu-se în partea inițială, dar separîndu-se în partea anterioară — canalul toracic drept și stîng — și deschizîndu-se, fiecare, în cava anterioară respectivă (fig. XXIV.32). De la cap și de la membrele anterioare limfa este colectată de *canalele jugulare* și *respectiv axilare*. Unele păsări — struț, cazuar — mai prezintă inimi limfatice, la cele mai multe din ele inimile s-au transformat în simpli săcușori.

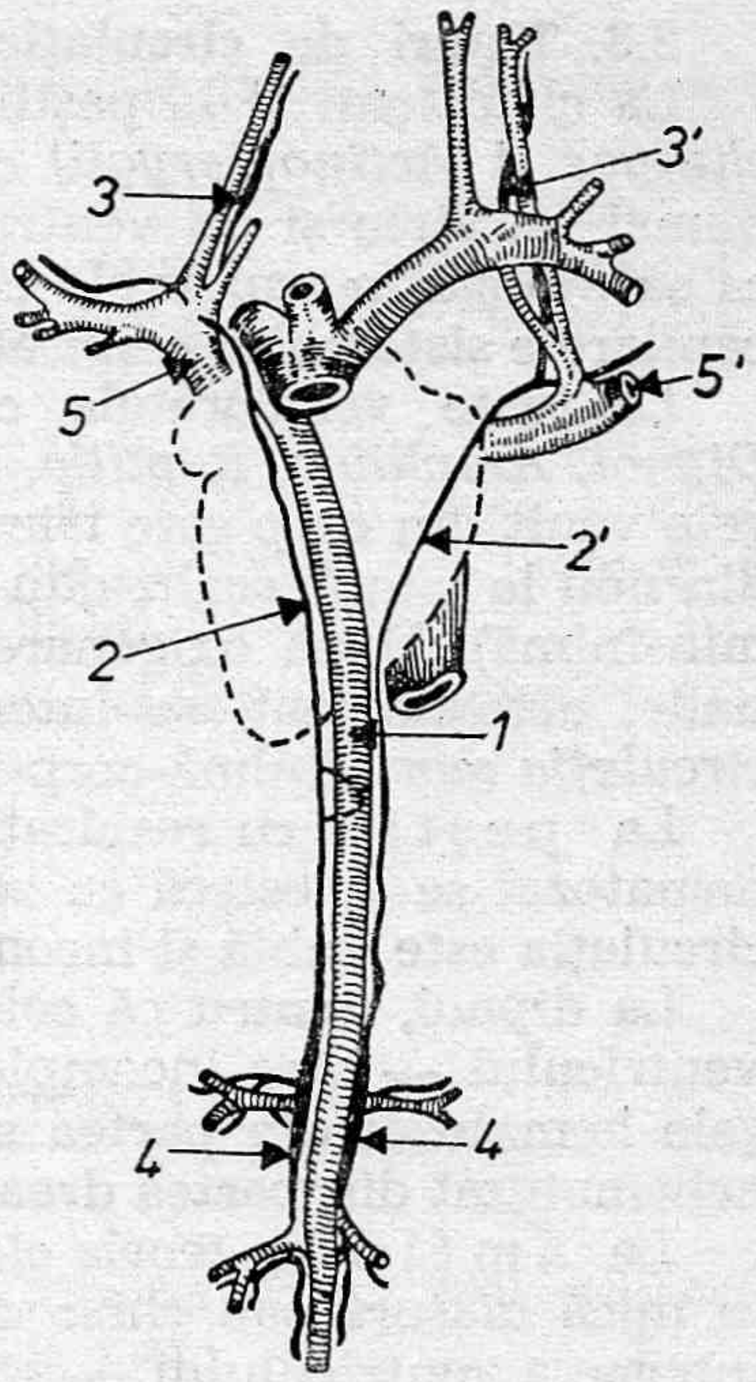


Fig. XXIV.32. Sistemul limfatic la rață :

1 — aorta ; *2* — canal toracic drept ; *2'* — canal toracic stîng; *3* și *3'* — ganglion cervical drept și respectiv stîng ; *4* — ganglionii lombari; *5* și *5'* — vena cavă anterioară dreaptă și respectiv stîngă.

La m a m i f e r e limfa din membrele posterioare este colectată de cîte un *trunchi lombar* ce se deschide în *cisterna chilului*. Tot aici ajunge și limfa colectată de la viscere de către *trunchiul intestinal*. De la cisterna chilului se dirijează anterior *canalul toracic stîng* ce se varsă în sistemul venos la locul de confluență al venei jugulare cu vena subclaviculară. Canalul toracic primește limfa din partea stîngă a capului prin *trunchiul jugular stîng*, din membrul anterior stîng prin *trunchiul subclavicular stîng* și din partea stîngă a toracelui prin *trunchiul bronhomediastinal stîng*.

Canalul toracic drept este scurt. El drenează limfa din partea dreaptă a capului — *trunchiul jugular drept* — de la membrul anterior drept — *trunchiul subclavicular drept* — și din partea dreaptă a toracelui — *trunchiul bronhomediastinal drept*.

Vasele limfatice sînt prevăzute cu numeroase valvule, prezintă pe traiectul lor numeroși ganglioni limfatici — 60 la cîine, 460 la om și aproape 8000 la cal — dar sînt lipsite de inimi limfatice.

Circulația limfei este asigurată de aspirația ce o exercită venele, mișcările mușchilor învecinați sistemului limfatic, proprietățile de contracție a unor porțiuni de vase (inimi) și prezența, la unele, a unor valvule „cuiburi de rîndunică“ ce intervin în realizarea direcției de circulație a limfei.

2.3. Tipuri de circulație

La ciclostomi și la peștii care n-au o respirație pulmonară *(Chondrichthyes* și *Actinopterygii) circulația este simplă și completă.* Inima are numai un atriu și un ventricul, primește și trimite numai sînge venos și ca să ajungă în capilarele corpului acesta trece, în mod obligatoriu, prin capilarele sistemului respirator (fig. XXIV.33).

La toate vertebratele cu respirație pulmonară — *Brachiopterygii, Dipnoi, Amphibia, Reptilia, Aves, Mammalia — circulația este dublă.* Sîngele venit din corp este trimis la plămîni de unde se întoarce, hematozat, din nou la inimă, realizîndu-se, în felul acesta, *circulația mică* (inimă-plămîn-inimă). După oxigenare, de la inimă sîngele este trimis în corp, de unde, nehematozat, se întoarce la inimă, realizîndu-se, în felul acesta, *circulația mare* (inimă-corp-inimă).

La p e ș t i i cu respirație pulmonară, la amfibii și la reptile, sîngele hematozat se amestecă cu cel nehematozat, motiv pentru care spunem că circulația este dublă și incompletă (v. fig. XXIV.33).

La dipnoi, pentru că cele două compartimente ale inimii — atriul și ventriculul — sînt incomplet separate în lung de cuta endocardică, sîngele hematozat din partea stîngă a inimii se poate ușor amesteca cu cel nehematozat din partea dreaptă a ei.

La a m f i b i i, teoria clasică susține că amestecul se realizează numai în mică măsură sau chiar deloc. Aceasta s-ar datora caracteristicii fetei interne a ventriculului — spongios sau cu buzunărașe —, contracției asincrone a celor două atrii, prezenței valvulei din conul arterial, prezenței

Fig. XXIV.33. Scheme ale sistemului circulator la vertebrate: B — bulb arterial; A — atriu; V — ventricul; S — sinus venos; R — capilarizarea de la nivelul aparatului respirator; C — capilarizarea corporală.

celor trei rampe din lungul trunchiurilor arteriale (teoria modernă susține însă că amestecul este perfect).

La reptile, întrucît cele trei artere pleacă direct din ventricul, iar acesta prezintă un perete — chiar dacă este incomplet —, cele două categorii de sînge nu se amestecă decît într-o proporție mică (10% la broaștele țestoase).

Unii biologi susțin că, la crocodilieni, orificiul Panizza folosește la trecerea sîngelui hematozat și în cîrja aortică stîngă, intrarea sîngelui nehematozat în aceasta fiind împiedicată de valvule de la baza ei, care o închid în momentul contracției ventriculului.

La păsări și mamifere circulația este *dublă și completă* (v. fig. XXVI.33).

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Ceuca, T., Valenciuc, N., Popescu, Alexandrina. *Zoologia vertebratelor.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1983.

Feider, Z., Gyurko, Șt., Grossu, V. Al., Pop, V. Zoologia vertebratelor Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1976.

Haimovici, S. *Anatomia comparată a vertebratelor. Splanhnologie.* Centrul de multiplicare Univ. „Al. I. Cuza" Iași, 1981.

Mișcalencu, D., Mișcalencu-Mailat Florica. *Anatomia comparată a vertebratelor.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1983.

Necrasov, O., Dornescu, T. G. — *Anatomia comparată a vertebratelor,* vol. II. Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1971.

Valenciuc, N. *Zoologia vertebratelor.* Centrul de multiplicare. Univ. „Al. I. Cuza" Iași, 1975.

XXV. ASPECTE ALE FILOGENIEI PROTOZOARELOR ȘI METAZOARELOR NEVERTEBRATE

Din secolul trecut s-a impus, ca o necesitate în biologia evoluționistă, analiza legăturilor de înrudire dintre grupele de animale și ordonarea lor într-un sistem ierarhic, ca expresie a evoluției și determinării istorice. Meritul primei reconstituiri filogenetice aparține lui Haeckel în lucrarea „Generellen morphologie der Organismen“ (1866). Legea sa biogenetică, „*ontogenia trebuie privită ca o recapitulare prescurtată a filogeniei*“, a permis stabilirea unor corelații între filogenie și ontogenie prin aceea că, orice modificare în stadiile ontogeniei marchează o etapă filogenetică. Caracterul recapitulativ al ontogeniei se exprimă prin păstrarea unor stadii comune puțin schimbate din dezvoltarea grupelor apropiate. Deși această lege nu se poate aplica categoric și cu universalitate ea are meritul de a fi dovedit că evoluția este un proces continuu și fără salturi brusce, constituind una din cele mai valoroase metode ale morfologiei comparate în interpretarea filogeniei. În 1966, P. Brien, în legea epigenetică a subliniat capacitatea novatoare a elementelor conservate în stare embrionară în ontogenie pentru evoluția filogenetică.

Este cert că, pentru a stabili legăturile de înrudire niciodată nu se pornește de la compararea formelor adulte mai mult sau mai puțin specializate, care ar duce la interpretări artificiale, ci se are în vedere compararea unor tipuri cu caractere generalizate și a stadiilor de dezvoltare embrionare și postembrionare (larvare).

În apariția grupelor de animale pot fi surprinse cîteva etape importante care au marcat salturi calitative în evoluția lor, printre acestea menționăm : desprinderea organismelor autotrofe și heterotrofe din flagelatul primitiv, trecerea de la starea unicelulară la cea pluricelulară, apariția bilateraliilor triploblastice, apariția celomului schizocelic și enterocelic și implicit a celor două direcții evolutive a protostomienilor și deuterostomienilor, aceștia din urmă mergînd pe linia cordatelor pînă la vertebratele specializate (anamniote și amniote, poikiloterme și homeoterme), cu apogeul evoluției : **omul.**

Lipsa unor dovezi paleontologice au determinat pe specialiști să emită ipoteze și modele de evoluție, care pot contribui la elucidarea unor aspecte ale modalităților de trecere de la un strămoș cu caractere generalizate la formele actuale.

Eucariote unicelulare, protozoarele prezintă trepte de evoluție de la structuri simple la complicate (cnidosporidii). Se consideră că cele mai primitive protozoare au fost forme libere mobile, care se deplasau aproape de fundul mării și se mișcau cu ajutorul unui flagel. Înmulțirea lor avea loc prin bipartiție, dar probabil să fi apărut și procese de sexualitate. Printre protozoarele actuale cele mai simplificate sînt flagelatele protomonadine.

Sînt discuții contradictorii dacă primele organisme eucariote au fost heterotrofe sau autotrofe. Dacă se nutreau heterotrof, nutriția autotrofă și prezența plastidelor la alge (*Phycophyta*) ar fi privită ca un caracter dobîndit secundar. Dacă, la baza evoluției au fost formele autotrofe, acestea au pierdut plastidele pe linia de evoluție a animalelor. Această cale este mai posibilă și este confirmată de unele protiste *(Euglena)* care în condiții de întuneric pierd plastele asimilatoare și devin holozoice.

Este sigur că cele două regnuri, vegetal și animal, s-au desprins din flagelate cu structură generalizată, caracterizată prin : nutriția autotrofă, heterotrofă și mixotrofă ; prezența flagelului a cărui ultrastructură se întîlnește în cea a flagelului spermatozoidului metazoarelor ; reproducere asexuată cu plan longitudinal de diviziune ; sexualitatea mai rară. Din flagelate au descins atît protozoarele cît și metazoarele, ambele cu nutriție heterotrofă (osmotrofă sau fagotrofă), caracteristică pentru animale.

Protozoarele, în cursul unei evoluții de circa 1,7 miliarde de ani, au mers pe linia complicării structurii celulare prin : apariția stărilor polienergide homocariote (flagelatele opalinide) sau heterocariote (ciliate și foraminifere) ; formarea de schelete complicate (foraminifere, radiolari), diferențierea unor structuri celulare particulare la ciliate (citostom, citofaringe, citoproct), a unui sistem neuromotor (ciliate) sau a organitelor senzitive (stigma, ocel celular etc.) ; evoluția reproducerii de la asexuată la cea sexuată.

Direct din flagelate au apărut : rizopodele (*Rhizopoda = Sarcodina*). Dovezile sînt certe : existența unor rizopode flagelate (mastigamoebe : *Tetramytus, Valkampfia ;* heliozoare : *Dimorfa*) și a unor flagelate cu stadii amiboide în ciclul de dezvoltare, izogameții flagelați ai foraminiferelor ; sporozoarele *(Sporozoa)* propriu-zise cu microgameți biflagelați și orientarea acestora amintind de bodonide ; se postulează, de asemenea că sporozoarele au pornit dintr-o sursă colectivă de rhizoflagelate, de la care au păstrat caracterul amiboid *(Plasmodium)* și microgameții flagelați (cocidii) ; ciliatele *(Ciliata)* sau infuzorii ai căror cili au ultrastructură identică cu flagelul flagelatelor. Mult timp rizopodele au fost considerate ca cele mai primitive protozoare, însă prin structură și fiziologie s-a dovedit a fi complicate. Din ele s-au desprins amibosporidiile ce posedă sporoplasmă amiboidă, infestantă, iar cnidosporidiile, cu capsulă (microsporidii, mixosporidii) polară asemănătoare cnidocistilor celenteratelor și formațiunilor celulare cu capsulă și filament polar de la dinoflagelate *(Polykrikos)* se leagă atît de rizopode cît și de flagelate, modul de formare a sporului și starea lor pluricelulară, au determinat pe unii zoologi (W e t z e l, 1969, în Kaestner), să le considere ca metazoare degradate prin parazitism și să le situeze în apropiere de acestea. După R. C o d r e a n u (1969), specializarea parazitară a sporozoarelor și amibosporidiilor le reduce din punct de vedere filogenetic la stări secundare derivate din filumuri primitive libere, din flagelate și rizopode.

S-a arătat recent că, la foraminiferi *(Rotaliella, Glabratella)* există nuclei somatici și germinativi, ceea ce nu mai izolează ciliatele printre protozoare. De fapt, este unanim acceptată concepția monofiletică globală a protozoarelor, existența infuzorilor homocarioți *(Stephanopogon)* dovedesc că starea heterocariotă însoțită de hiperploidia macronucleului reprezintă o evoluție secundară în interiorul ciliatelor (R a i k o v, 1968).

Selecția naturală a exercitat asupra celulei protozoarelor o puternică presiune, determinînd extinderea lor în nișe de viață variate și mereu noi, schimbarea structurilor și funcțiilor în raport cu condițiile de mediu. A

rezultat extinderea lor spațială. Se consideră că evoluția protozoarelor a avut loc independent de cea a metazoarelor, legături între cele două subregnuri (protozoare și metazoare) existînd acolo unde protozoarele au intrat în simbioză sau parazitism cu metazoarele, însă aceste evenimente s-au petrecut relativ mai tîrziu, după ce au apărut metazoarele (Grell, 1980).

Trecerea la starea pluricelulară a metazoarelor este dificil de interpretat, deoarece lipsesc dovezile directe, formele intermediare care ar fi indicat mersul evoluției, de aceea s-au emis o serie de ipoteze și modele. Dintre acestea menționăm pe cele mai cunoscute.

Integrarea unei colonii de flagelate după tipul *Volvox*, ipoteză ce aparține lui Haeckel, reproducînd mersul segmentării pornind de la un zigot diploid. Aceasta se bazează pe legea biogenetică fundamentală. Toate metazoarele în ontogenia lor trec de la ou la adult prin stadii de morulă, blastulă, gastrulă, recapitulînd calea prin care au trecut pentru realizarea stării pluricelulare. Cu toată diferențierea sa în celule somatosexuale și ontogeniei sale (inversiunea suprafețelor), *Valvox* nu a dus la organizarea unui heterotrof didermic, căruia să i se acorde o semnificație filogenetică pentru metazoare. Aceste începuturi ale unei pluricelularități la *Volvox* conduc în direcția algelor pluricelulare.

Dobîndirea stării pluricelulare înainte de pierderea autotrofiei : este cunoscut că, fitomonadele formează frecvent asociații mai mult sau mai puțin stabile în opoziție cu zoomastiginele. Această ipoteză ar porni metazoarele de la simple aglomerări celulare de metafite primitive, independent de protozoarele heterotrofe și chiar anterior apariției acestora (Franz, 1919, 1924 ; Baker, 1948 ; Vandel, 1968). Autotrofia apare incompatibilă cu statutul de metazoar chiar dacă este vorba de cel mai primitiv metazoar, aceasta odată pierdută cu zoomastiginele nu se mai întîlnește pe linia de evoluție a protozoarelor holozoice. După Bütschli (1880—1889), metazoarele provin din colonii tabulare de flagelate *(Gonium)*. Aceste plăci unistratificate nu puteau pluti, ele se deplasau prin alunecare pe fundul apelor cu ajutorul flagelilor. După această ipoteză primele metazoare erau organisme ce trăiau pe fundul apelor (ipoteza placulei). Aceasta prin epibolia sa ar constitui cea mai primitivă modalitate de formare a endodermului. Bütschi și-a fundamentat ipoteza pe *Trichoplax adhaerens (Placozoa)*, care este un organism didermic simplu, turtit dorso-ventral, cu un epiteliu dorsal din celule turtite (omologat ca ectoderm) și unul ventral, cu celule flagelare și celule glandulare rare, neflagelate, considerat ca endoderm, între acestea se află un spațiu cu celule stelate și un lichid (mezenchim). *Trichoplax* are posibilitate de înmulțire prin bipartiție, digestia este extracelulară în spații temporare realizate prin boltirea părții ventrale în momentul capturării hranei. Ipoteza aceasta a cîștigat recent însemnătate prin cercetările lui Grell (1980), care a identificat o digestie extracelulară exclusiv pe epiteliul ventral, așa cum a presupus și Bütschli. Astfel, Grell ajunge la concluzia că, metazoarele au la bază precursori tabulari și bistratificați, asemănători lui *T. adhaerens*, acesta servind ca model morfologic și fiziologic pentru desfășurarea filogeniei metazoarelor. Se poate ca *Trichoplax* să nu fi provenit dintr-o colonie placoformă bentonică, ci dintr-o blastea plutitoare, devenită ulterior de fund și aplatizată. Din acest punct de vedere placozoarele ar fi o ramură închisă a evoluției, însă se cunosc puține lucruri despre ele și nu se pot face precizări.

Jhering, 1877 și Kent sînt autorii ipotezei strămoșului unicelular plurinucleat sau după Hadzi (1944) și Steinbock (1958) a originii sinciţiale a metazoarelor. Ca model pentru asemenea celulă polienergidă homocariotă și ciliată servește *Opalina* (flagelate) sau chiar un ciliat asemănător pleurostomatelor multinucleate care prin celularizarea energidelor periferice s-ar fi transformat direct într-un turbelariat asemănător acelelor actuale, deci se ajunge direct la triblasteri, ceea ce face ca să fie respinse ipotezele acestora.

Lameere, 1901, 1908; Remane, 1967 și R. Codreanu, 1970 susţin originea metazoarelor din flagelate unicelulare, pe seama zoomastiginelor de tipul choanoflagelate (Craspedomonade). Spongierii prin slaba lor integrare tisulară și prin prezența choanocitelor se apropie de choanoflagelate, susceptibile de a forma colonii de felul *Sphaeroeca* și *Proterospongia*. Choanocita ar reprezenta o celulă propulsoare, regăsită la grupe de animale cu structuri complexe. Spermatozoidul (microgametul) metazoarelor a păstrat aceeași ultrastructură flagelară cu a flagelatelor, iar unele spermatide reproduc structura flagelatelor bodonide. După această ultimă ipoteză este clar că originea metazoarelor este monofiletică. Așa cum arată R. Codreanu (1970) apariţia și evoluţia regnului animal, paradoxal, a fost un fenomen regresiv, prin pierderea autotrofiei, a capacităţii de sinteză totală prin utilizarea energiei solare, proprietate ce a fost compensată de posibilitatea de mișcare a acestora și perfecţionarea sistemelor de relaţie. Starea sedentară a organismelor animale este o regresiune secundară.

Un alt moment important în evoluţia metazoarelor a fost separarea metazoarului primitiv pluricelular în două foiţe, ectoderm și endoderm (diblasterii). Există mai multe ipoteze elaborate, în special în a doua jumătate a secolului trecut, perfecţionate și completate pînă astăzi.

Vom prezenta o schemă (fig. XXV.1) care rezumă aceste ipoteze :

Ipoteza gastraeei, aparţine lui Haeckel, care consideră că la polul vegetativ al blasteei, cea mai primitivă fiinţă pluricelulară asemănătoare blastulei, mai mult sau mai puţin sferică, s-a produs o învaginare determinată de nutriţie, aceasta ar fi schimbat digestia intracelulară prin cea extracelulară, consumîndu-se astfel fragmente mai mari de hrană. Acest animal ipotetic a fost numit gastrea prin analogie cu gastrula învaginată. Stratul extern reprezenta ectodermul protector și locomotor, iar cel intern endodermul digestiv. Gastreea pelagică prin fixare cu polul animal, păstrînd simetria radiară, ar fi devenit precursorul polipilor hidroizi. Ceilalţi cnidari s-ar fi format din acest precursor prin compartimentarea pungii gastrale. Din buzunarele gastrice ale cnidarilor s-ar fi diferenţiat sacii celomici ai celomatelor.

Această ipoteză așază la originea tuturor animalelor libere, cu simetrie bilaterală, polipii fixaţi și cu simetrie bilaterală. Majoritatea zoologilor (Hyman — 1959, A. V. Ivanov, 1968) resping această ipoteză, considerînd cnidarii ca un ram închis pentru evoluţie, rămași în stadiul de gastrulă didermică, prezentă în ontogenia tuturor eumetazoarelor, fără a avea legătură cu stadiul superior al bilateraliilor triploblastice.

Opusă acestei concepţii este ipoteza lui Jägersten (1972) ce pornește tot de la o blastee pelagică heterotrofă fagotrofă, dar care a trecut la viaţa bentonică, mișcarea prin alunecare a acesteia a determinat aplatizarea feţei ventrale, digestia localizîndu-se pe această faţă. De la un asemenea organism s-ar fi putut trage placozoarele și chiar spongierii. Prin mișcare orientată a apărut un ax anteroposterior și un plan frontal care

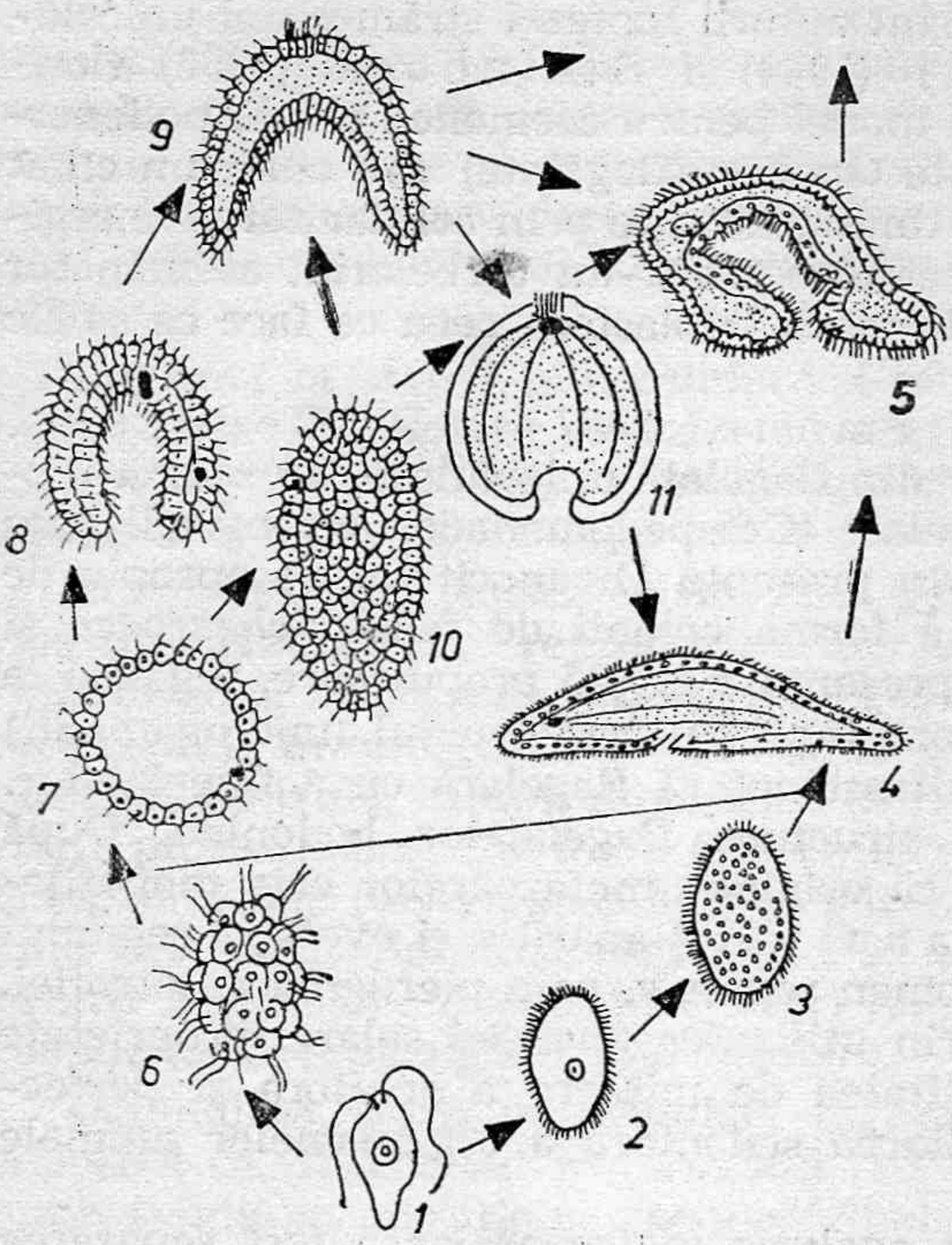


Fig. XXV.1. Teorii asupra evoluției metazoarelor :
celularizarea unui protozoar polienergid (1 ; 2 ; 3 ; 4 ; 5) ; teoria gastreei (1 ; 6 ; 7 ; 8 ; 9 ; 5 ; 11) ; teoria planulei (1 ; 6 ; 7 ; 10; 9; 11). 1. Flagelat; 2. Ciliat; 2. ciliat polienergid; 4. turbelariat acel; 5. celomat bilateral; 6. colonie de flagelat; 7. blastula; 8. gastrula; 9. celenterat; 10. planula; 11. tipul ipotetic al acelului cu cordoane nervoase radiare (după R e i s i n g e r, din H. F u l l e r, 1965).

marchează partea dorsală și ventrală, în acest fel s-a format cea mai simplă blastee bilaterală cu celule sexuale în interior. Acest organism ar fi avut o ontogeneză, în care se ajunge la un stadiu de dezvoltare pelagic și sferic, ce reprezintă prima larvă de metazoar ; aceasta în dezvoltarea ei s-a lăsat la fund și s-a transformat în adultul bilateroblasteea. Acesta ar fi ciclul primar pelagobentonic al metazoarelor.

Ipoteza pornește de la ideea că, starea liberă mobilă și simetria bilaterală sînt însușiri esențiale ale metazoarelor. Dacă simetria bilaterală a fost primitivă la metazoare, celelalte tipuri de simetrie trebuie considerate ca secundare. Din acest punct de vedere cnidarii cu simetrie radiară nu pot sta la baza metazoarelor bilaterale.

Ipoteza planulei a lui R. L a n k e s t e r (1900) susține că, cele două foițe ale metazoarelor didermice s-ar fi format prin delaminare, anume prin diviziunea transversală simultană a celulelor blasteei. M e c i n i c o v (1886) considera fagocitela prevăzută cu fagocitoblast și kinoblast flagelar ca mai primitivă decît gastrula. Această ipoteză este susținută astăzi de A. V. I v a n o v (1968) pe argumente fiziologice.

După G r e l l (1980) atît ipoteza planulei cît și cea a fagocitelei nu sînt convingătoare, deoarece nu explică cum se ingera hrana, celulele nutritive, endodermice fiind complet izolate de mediul extern.

După A. V. I v a n o v, din fagocitelă se pot deriva diferitele grupe de metazoare primitive.

Asupra originii bilateraliilor triploblastice s-au emis numeroase teorii și ipoteze. Cea mai veche este *teoria ctenoforală* fundamentată de L a n g, care vede originea bilateraliilor în ctenoforii tîrîtori din ordinul *Platyctenidea* pe care îi apropie ca structură de *Polycladae*. Această teorie se

bazează pe descoperirea în 1880 de către Kowalewski a ctenoforului tîrîtor *Coeloplana*. Într-adevăr există o serie de asemănări dar și de deosebiri între platyctenide și polyclade, legate de forma și structura corpului, modul de segmentare. Platyctenidele sînt un grup de ctenofori tîrîtori fără valoare filogenetică. Asemănările cu policladele sînt de ordin adaptativ. Inconvenientul acestei teorii este faptul că ea consideră polycladele ca primitive, acelele ca evoluate, deci în sens invers evoluției turbelariatelor.

O altă teorie, cea trocoforală, variantă a primei, se ia ca argument asemănările dintre trocoforă și ctenoforii adulți. Inconvenientele acestei teorii se traduc prin aceea că arată originea protostomienilor superiori, dar lasă de o parte grupele lor inferioare, larvele acestora din urmă fiind interpretate ca forme primitive de trocoforă.

Acestei teorii i se aduc două contraargumente : 1) că dacă larvele bilateraliilor inferioare (policlade, nemerțieni) sînt primitive ele ar trebui să se asemene mai mult cu organizarea ctenoforilor, pe cînd în realitate se aseamănă cu trocofora tipică ; 2) că grupele inferioare de bilateralii sînt urmașii regresați ai bilateraliilor superioare. Aceasta din urmă este varianta care stă la baza celei de a treia teorii a *spiraliilor*, susținută de Remane și Ax care consideră acelele ca urmași degradați ai anelidelor. Teoria este respinsă de L. H. Hyman (1951), R. Codreanu (1970) și A. V. Ivanov (1974).

Cea mai acceptată teorie este cea *planuloidă*, emisă de L. V. Graff, care aduce ca argument starea primitivă a acoelelor care au o structură apropiată de planula celenteratelor. Ele au o serie de caractere comune : endoderm fagocitar masiv, gura în mijlocul feței ventrale, faringe tubular simplex ; digestie fagocitară, sistem nervos primitiv alcătuit dintr-un plex nervos subepidermic, o concentrare nervoasă anterioară și cordoane medulare dispuse radiar ; statocist cu o structură apropiată celei de la meduze ; gonade primitiv constituite, hermafrodite, fără aparat excretor. De aceea, aproape toți zoologii consideră turbelariatele și în special, acelele ca bilateraliile actuale cele mai primitive. Trecerea s-a realizat prin modificarea simetriei, diferențierea unei laturi dorsale și a uneia ventrale ; cea ventrală corespunde feței orale a radiatelor.

După natura cavității corpului, bilateraliile triploblastice se împart în : *acelomate, pseudocelomate și celomate*. Cavitatea corpului de origine blastocelianã la acelomate este plină cu un parenchim mezenchimatic (derivat din ectomezoderm și endomezoderm), iar pseudocelomate este un pseudocel spațios. Celomul este o cavitate generală secundară mărginită de foițe proprii : somatopleura (spre peretele corpului) și splanchnopleura (spre intestin).

Conform opiniei larg acceptate L. H. Hyman, 1951 ; Kaestner, 1969) bilateraliile triploblastice se împart în două grupe mari : protostomieni și deuterostomieni.

Între protostomieni și deuterostomieni (denumire dată de Grobben 1809) există o serie de deosebiri esențiale. Astfel, la protostomieni gura derivă din blastoporul gastrulei iar la deuterostomieni din acesta rezultă anusul. Deci la protostomieni, anusul și la deuterostomieni gura sînt neoformații. La protostomieni închiderea blastoporului se face din partea posterioară spre cea anterioară pe cînd la deuterostomieni invers. La protostomieni sistemul nervos central este ventral, numiți hiponeurieni sau *Gastroneuralia*, pe cînd la duterostomieni este dorsal, deci sînt epineurieni sau *Notoneuralia*. La protostomieni scheletul este ectodermic și seg-

mentarea spirală, la deuterostomieni scheletul este de origine mezodermică, segmentarea radiară. Protostomienii inferiori *(Plathelminthes, Nemertina, Nemathelminthes, Entoprocta* și *Priapalida)* sînt acelomați și pseudocelomați, restul *Mollusca; Sipunculida; Echiurida; Annelida; Ohychophora, Tardigrada, Pentastomida (Proartropoda)* și *Arthropoda* sînt celomate. Deuterostomienii toți sînt celomați trimeri.

La protostomienii marini larva caracteristică este trocofora și variantele ei, la deuterostomienii inferiori dipleurula.

Protosomienii predomină prin numărul mare al încrengăturilor și al tipurilor de organizație. În cadrul lor se disting trei grupe mari : *Spiralia* cu segmentarea spirală și dezvoltarea determinată ; *Trochozoa* avînd comun larva de tip trochoforă ; *Articulata* cu celom compartimentat cel puțin în dezvoltarea ontogenetică.

Protostomienii și deuterostomienii nu reprezintă două direcții paralele de evoluție. Deuterostomienii apar mai tîrziu decît protostomienii și chiar au evoluat din ei. Dovadă sînt unii deuterostomieni la care există caractere comune cu protostomienii și uneori invers.

Tentaculatele sau lofoforatele dintre protostomieni și branhiotrematele dintre deuterostomieni arată caractere de înrudire între ele : celom trimer, formarea celomului prin enterocelie, prezența unui sistem de tentacule aparținînd segmentului mijlociu al corpului.

Luate fiecare în parte, tentaculatele prin larva de tip trocofora și prezența metanefridiei arată relații de înrudire cu trocozoarele și spiraliile iar branhiotrematele cu echinodermele și cordatele.

Vom prezenta grupul articulatelor avînd în vedere particularitățile morfo-fiziologice ale acestora și importanța lor în evoluția animalelor nevertebrate. Articulatele marchează saltul făcut de strămoșul acel triploblastic la eucelomate, cu toate consecințele apariției metameriei și perfecționării unor structuri. Precizarea unor caractere particulare va permite înțelegerea trecerii unor grupe de nevertebrate și în general a organismelor animale, de la viața acvatică, ce a predominat primele perioade ale paleozoicului, la cea terestră prin adaptarea unor sisteme de organe la acest mediu mai complex și mai dur decît cel de origine.

*
* *

DIVIZIUNEA ARTICULATA

Cuprinde bilateralii cu corpul format din segmente sau metamere, care se formează de regulă teloblastic (metamerie veritabilă). Fiecare segment conține, cel puțin la embrion, cîte o pereche de saci celomici și de ganglioni nervoși. La artropode sacii celomici se dezagregă în ontogeneză. În multe cazuri (polichete, proartropode, artropode) segmentele formează apendice, primitiv locomotoare și respiratoare (parapodiile polichetelor).

Metameria la origine homonomă (anelidele primitive) manifestă tendință de a deveni heteronomă, de la anelide, amplificîndu-se la artropode, prin formare de regiuni numite tagme sau tagmate (cap, torace, abdomen). Prezența picioarelor articulate a permis lărgirea razei de acțiune a artropodelor, paralel cu dezvoltarea organelor de simț și accentuarea cefalizării (a formării de centri nervoși), moștenite de la precursorul anelidian. Spațiul vital al artropodelor s-a extins, iar prin miriapode și insecte au cuce-

rit și uscatul. Artropodele reprezintă împreună cu moluștele gasteropode nevertebratele cu rolul biologic și ecologic cel mai important pe uscat alături de vertebratele amniote.

Încrengătura anelide *(Annelida)*. Anelidele sînt viermi inelați polimeri, cu corpul segmentat sau metamerizat, împărțit prin pereți (disepimente) în segmente sau metamere nediferențiate, segmentare sau metamerizare homonomă, ce tinde să devină heteronomă la unele polichete erante și se accentuează la polichetele sedentare și hirudinee. Au (polichete) sau nu (oligochete, hirudinee) apendice locomotoare, tactile sau respiratoare. Corpul este constituit din trei regiuni omologabile cu ale larvei : *prostomiul*, anterior (lobul cefalic cu episfera) ; *pigidiul*, posterior, cu regiunea postelo-blastică, ambele fără valoare de segmente, nu posedă celom și *soma* metamerizată corespunzătoare hiposferei preteloblastice. Posedă un celom adevărat schizocelic, compartimentat în fiecare segment. Celomul are o foiță parietală (somatopleura) ce dă musculatura longitudinală și o foiță viscerală (splanchnopleura) care dă muscultura intestinului și în unele cazuri formează un țesut excretor de acumulare (țesut chloragogen). Median dorsal și ventral, în plan longitudinal, se formează prin apropierea pereților celor doi saci celomici ai unui segment mezenterele ; iar anterior și posterior, în segmentele succesive pereții se apropie și formează disepimentele, străbătute de tubul digestiv, vasele de sînge longitudinale, sistemul nervos și canalele excretoare. În disepimentele și mezenterele segmentelor fertile se găsesc gonadele.

La majoritatea hirudineelor disepimentele dispar, segmentarea fiind marcată de organele metamerice (metanefridii, organe genitale, cecuri intestinale, ganglionii ventrali). În acest caz celomul este invadat de un parenchim. Epidermul este celular, glandular, ciliat (polichete) sau cuticular (oligochete, hirudinee). Musculatura parietală este netedă cu dispoziție circulară și longitudinală formînd cu epiteliul teaca musculo-cutană.

Sistemul nervos este centralizat și se distinge printr-o dezvoltare mare, fără diferențe la clasele de anelide, fiind format dintr-un creier (centrii nervoși suprasofagieni) primitiv, situat în prostomiu (polichete), ulterior migrat în metamerele anterioare ale somei (oligochete și hirudinee), un inel periesofagian și un lanț ganglionar ventral, în general cu perechi de ganglioni metamerici (dineurie), cunoscut sub numele de sistem nervos scalariform. Ganglionii cerebroizi sînt diferențiați funcțional în lobi sau centri : proto, deuto și tritocerebon (E. R a c o v i ț ă, 1896). Creierul polichetelor prezintă importanță filogenetică ; se consideră că din el a derivat linia evolutivă anelide-moluște-artropode (H i c k m a n, 1973). De asemenea, evoluția la anelide este marcată și de îndepărtarea sistemului nervos de locul de origine, ectoderm. Astfel, la polichetele primitive (arhianelide) lanțul ganglionar, diferențiat din plexul sub- epidermal, are strînsă legătură cu epidermul, la majoritatea polichetelor există o tendință de migrare a acestuia în musculatură, iar la unele oligochete *(Lumbricus)* în celom sau la hirudinee, în sinusul celomic ventral (fig. XXV.2). La anelide se diferențiază și un sistem nervos al vieții de relație.

Organele de simț sînt reprezentate prin : celule senzoriale și terminațiuni nervoase în tegument, ochi, celule fotosensibile, organe mucale, statociști.

Sistemul digestiv este constituit din tubul digestiv drept, la majoritatea acestor animale și în unele cazuri din glande anexe (glandele cal-

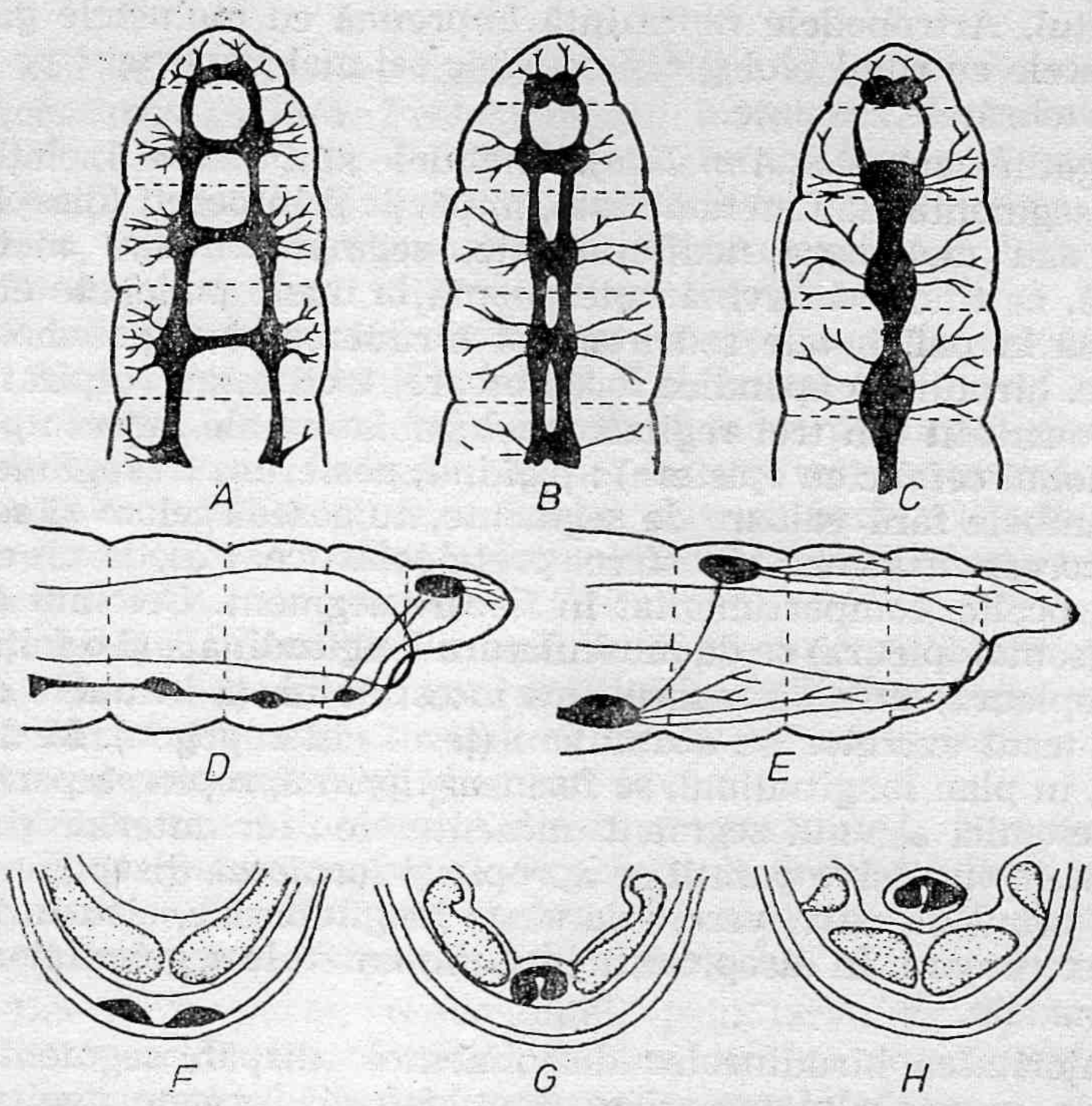


Fig. XXV.2. Evoluția sistemului nervos la anelide :
A — poziția primitivă cu creierul în prostomiu și cordonul nervos ventral dublu; B — perechile de nervi ventrali se apropie pe linia mediană; C — unirea ganglionilor; D — poziția creierului la polichete în prostomiu (vedere laterală); E — tendința creierului de a se deplasa în segmentele somei la oligochete și hirudinee; F — situația primitivă subepidermală a lanțului nervos ventral; G — deplasarea lanțului nervos în musculatura peretelui corpului; H — deplasarea în celom (după M e g l i t s c h, 1967).

cifere sau glandele Morren de la oligochete, ele reglează *p*H-ul sîngelui ; glandele faringiene de la hirudinee secretă enzime proteolitice și mucus). *Digestia* este extracelulară.

Sistemul circulator este închis la majoritatea anelidelor, fiind format dintr-un vas dorsal median, supraintestinal, propulsor și un vas ventral median subintestinal, legate prin arcuri segmentare dispuse în disepimente. Pereții vaselor sînt mezodermici, iar lumenul reprezintă spațiile blastoceliene. De asemenea, există vase laterale, o rețea periintestinală și capilare tegumentare. La unele polichete și hirudinee sistemul circulator regresează secundar, circulația fiind preluată de celom. Circulația în vasul dorsal se face dinapoi înainte, iar în cel ventral în sens invers. Sîngele circulă datorită pereților contractili ai vaselor. Sîngele este incolor la puține specii, la majoritatea anelidelor este colorat în roșu de pigmentul respirator, entrocruorina, o proteină foarte asemănătoare hemoglobinei, dizolvat în plasmă.

Sistemul excretor este reprezentat prin metanefridii segmentare, la origine cîte o pereche pentru fiecare segment. Metanefridia este o treaptă a evoluției sistemului nefridial, după G o o d r i c h, pîlnia și conductul excretor sînt de origine mezodermică, pe cînd vezica excretoare este ectodermică.

Sistemul genital este simplu la polichete, cu organe hermafrodite complicate la oligochete și hirudinee.

Larva fundamentală este trocofora, care reține din evoluție protonefridia, placa sincipitală cu cordoanele nervoase, blastocelul ce amintesc de turbelaritate.

Grupul proartropode *(Proarthropoda, Pararthropoda)* cuprinde trei încrengături : onicofore *(Onychophora),* tardigrade *(Tardigrada)* și linguatulide *(Linguatulida),* ce prezintă atît caractere artropodiene cît și proprii, care au determinat separarea lor în unități sistematice superioare distincte Dintre acestea, primele sînt importante.

Onicoforele *(Onychophora — Peripatus torquatus)* reprezintă un grup vechi, cu urme din Cambrian, *Aysheaia,* formă marină cu corpul segmentat, căreia i s-a acordat o mare valoare filogenetică, sugerîndu-se că aceste animale pot reprezenta relicte specializate pe linia strămoșului care a dat multe grupe de artropode. Speciile actuale sînt terestre, legate de mediul umed și întunecos (humus sau lemn putred), cu distribuție geografică discontinuă și limitată la regiunile tropicale și subtropicale (Mexic, America Centrală, Nordul Americii de Sud, Sudul Africii, India, Australia, Noua Zeelandă etc.), ce corespund vechiului continent Gondwana din Era Primară.

Onicoforele au caractere de anelide și artropode, din care cauză au fost considerate ca făcînd legătura dintre acestea. Printre caracterele anelidiene remarcăm : segmentația homonomă, capul slab diferențiat de trunchi, musculatură netedă, nefrostom ciliat, nefridii segmentare, ochi anelidian, mezoderm teloblastic, vas dorsal pulsatil, iar dintre cele artopodiene menționăm : cavitatea corpului sau mixocelul, cuticula chitinoidă cu năpîrliri, mandibulele, sistemul nervos îndepărtat de ectoderm, circulația deschisă, sinus pericardic, glandele genitale dorsale, față de intestin, veziculele coxale, respirația prin trahei.

Onicoforele nu reprezintă trecerea de la anelide la artropode, ci ele ar explica modul cum s-ar fi putut realiza ea. Probabil că cele două grupe de animale au avut o evoluție paralelă.

Încrengătura artropode *(Arthropoda).* Este cea mai extinsă grupă de animale atît ca număr de specii (peste 1 000 000 specii, reprezentînd 80% din numărul de animale actuale cunoscute pînă în prezent) cît și ca distribuție ecologică și geografică. Cuprinde următoarele grupe actuale : chelicerate (merostomate, arahnide, picnogonide) și mandibulate (crustacei, miriapode, insecte). Caracterele morfologice și embriologice demonstrează că la baza lor se află un strămoș anelidian. Artropodele au exploatat în evoluția lor potențialitățile latente ale planului anelidian. Ele diferă de anelide prin mai multe caractere. În primul rînd au dezvoltat un exoscheletrigid, prin care rezistă la prădatori, deformări și contribuie la menținerea echilibrului regimului apei interne. Exoscheletul a dat posibilitatea apariției unui sistem locomotor, reprezentat prin apendice (picioare) articulate, de unde le vine și numele, acestea sînt homoloage cu parapodele anelidelor polichete. Prezența unui exoschelet impune limitarea dimensiunilor și creșterea numai prin năpîrliri.

Cefalizarea este mult mai avansată la artropode față de anelide. Deși, schizocelomate, ele s-au abătut de la segmentarea spirală, însă ouăle lor au rămas în mozaic ; în mod obișnuit conțin o mare cantitate de vitelus,

sînt de tip centrolecit, cu segmentare superficială. Rar există segmentare spirală (crustacei) ; la crustacei și la alte grupe apar larve în metamere formate teloblastic ca la trocofora anelidelor. În organizația internă la începutul dezvoltării embrionare artropodele au perechi de saci celomici, ce se contopesc, ulterior, cu blastocelul într-un mixocel sau hemocel. Aceasta nu reprezintă o pierdere secundară ca la hirudinee ca urmare a vieții parazitare.

Diviziunile de bază ale corpului artropodelor adulte sînt : cap, torace și abdomen. Există, diferite moduri de organizare a acestor regiuni. La crustacei, segmentele capului și toracelui pot fi parțial sau total fuzionate într-un cefalotorace ; la chelicerate pot forma prin contopire prosoma ; au un scut exoscheletic continuu, carapace care poate acoperi capul și toracele. Capul este format din șase metamere embrionare, care se unesc între ele, primul „segment“ este acronul homolog prostomiului anelidelor. Apendicele capului sînt sensoriale și bucale. Regiunile metamerizate (toracele și abdomenul) ale artropodelor corespund somei metamerizate a anelidelor. Ultima regiune a corpului artropodelor este telsonul homolog pigidiului artropodelor, acesta ca și acronul nu reprezintă segmente. Segmentele corpului sînt articulate mobil între ele prin membrane intersegmentare. Atît segmentele cît și apendicele sînt specializate pentru funcții variate. Acest caracter a contribuit la evoluția lor divergentă în diferite nișe ecologice.

Caracterul important al artropodelor care a permis trecerea de la mediul acvatic la cel terestru este structura tegumentului. Reducerea capacității respiratorii a tegumentului și a excreției de suprafață a favorizat dezvoltarea și specializarea organelor de respirație și excreție.

Exoscheletul este format dintr-un strat de celule lipsite de cili (hipoderm), o membrană bazală și o cuticulă externă secretată de hipoderm. Cuticula acoperă invaginările ectodermice : intestin anterior (stomodeum), intestin posterior (proctodeum) ; traheele și canalele excretoare ale glandelor. Cuticula năpîrlește sub acțiunea hormonilor, permițînd creșterea animalului. Exoscheletul servește la inserția mușchilor, în interior formează apodeme sau apofize pe care se prind mușchii apendicelor. Cuticula prezintă diferite formațiuni : peri, țepi, spini, solzi, ce constituie chetotaxia cu strictă localizare.

Musculatura. Teaca musculo-cutanată a viermilor a dispărut la artropode. Există mușchii striați independenți, inserați pe apodeme prin tonofibrile. Musculatura, păstrează o dispoziție segmentară. Sînt bine individualizați mușchii apendicelor toracice, aripilor (la insectele aripate), pieselor bucale, armăturii genitale și mușchii de închidere a stigmelor. Pereții organelor (intestin, inimă, gonade) au fibre musculare netede.

Sistemul nervos. La artropode se semnalează absența unui plex nervos subcutanat. Sistemul nervos la aceste nevertebrate este profund ; cu mici excepții este complet ganglionizat. Este alcătuit din creier legat printr-un inel periesofagian de un lanț ganglionar ventral, avînd același aspect scalariform de la anelide. Ca și la anelide, creierul este formt din : protocerebron, partea cea mai importantă în care se găsesc centrii de asociație, dezvoltați în special la insectele sociale, aceștia inervează ochii ; deutocerebron, ce include ganglionii antenari la miriapode și insecte și pe cei antenulari la crustacei, cu rol olfactiv și tritocerebron care inervează chelicerele la chelicerate și perechea a doua de antene la crustacei.

În creier s-au pus în evidență celule neurosecretorii ale căror produs „brain hormon“ controlează metabolismul $CaCO_3$, creșterea, năpîrlirea, longevitatea etc.

Organele de simț sînt diversificate și variază ca structură la diferitele grupe. Sînt reprezentate prin : peri senzoriali, chemoreceptori, organe de echilibru (statociști, peri), organe cordotonale (proprioceptori de suprafață), ochi, oceli.

Sistemul digestiv este constituit din trei regiuni distincte : anterioară (stomodeum), ce se diferențiază în gură, faringe, esofag și stomac ; medie (mezenteron), de origine endodermică, este redusă la grupele specializate (unii crustacei), are rol în digestie și absorbție ; posterioară (proctodeum). Prezintă glande anexe : salivare și digestive.

Sistemul respirator. Organele respiratorii ale artropodelor sînt variate ca structură și origine ca o consecință a adaptării lor la diferite moduri de viață. Artropodele acvatice (merostomate, crustacei) au branhii, ce sînt expansiuni tegumentare ale bazei apendicelor. Poziția și numărul lor variază mult. Larvele unor insecte trecute secundar la viața acvatică au ca organe de respirație traheo-branhii situate pe torace, abdomen sau în jurul orificiului anal.

Artropodele terestre (arahnide, miriapode, insecte) au plămîni, filotrahei sau trahee. La crustaceii inferiori (copepode) și a c a r i e n i r e s p i r a ț i a se face pe toată suprafața tegumentului.

Sistemul circulator, ca la majoritatea nevertebratelor, este un sistem deschis, sîngele circulînd prin vase, lacune și sinusuri. Aproape toate artropodele au un organ propulsor dorsal, inima, care corespunde vasului dorsal al anelidelor. Inima este situată într-un sinus, numit impropriu pericardic, deoarece nu este un rest celomic, comparabil cu cel al moluștelor, el reprezintă o simplă compartimentare a schizocelului. Sistemul arterial este puțin dezvoltat, cu excepția unor forme acvatice (crustacei superiori) cu respirație branhială la care este bine dezvoltat. Sîngele celor mai multe artropode conține hemocianină, pigment respirator cu capacitate mică de fixare a oxigenului. Oxigenul trece direct din trahei în țesuturi și celule. Sîngele păstrează în acest caz funcția de transportor de substanțe nutritive și hormoni. La entomostracei și larvele unor insecte sîngele conține hemoglobină dizolvată în plasmă.

Sistemul excretor este reprezentat prin organe variate ca origine, structură și poziție, în general în număr mic. Metanefridiile s-au păstrat, însă modificate, la crustacei (glandele maxilare și mandibulare). La arahnide, unii crustacei (amfipode) și traheate la limita dintre mezenteron și proctodeum se deschid tuburile lui Malpighi.

Sistemul genital. Primitiv, gonadele artropodelor sînt pereche. În unele cazuri cele două gonade fuzionează într-un organ impar (multe copepode, majoritatea diplopodelor, chilopode, opilionide, mulți acarieni). De asemenea, conductele se pot uni. Se deschid prin orificii distincte la formele primitive (xifozuri, crustacei, diplopode) sau printr-un orificiu comun median (arahnide, chilopode, insecte). Majoritatea artropodelor au sexele separate, excepție fac ciripedele și izopodele parazite care sînt hermafrodite.

Dezvoltarea postembrionară este directă sau indirectă cu metamorfoză exprimată prin modificări brusce în organizație.

Discutarea filogeniei protozoarelor și metazoarelor aduce în actualitate unele ipoteze mai vechi și noi, ce au importanță pentru interpretarea evoluției, oferind, în același timp, celor mai diferite discipline biologice date comparative care să dea posibilitatea înțelegerii structurilor și funcțiilor în raport cu originea lor din foițele embrionare, cu modificările suferite în ontogeneză și cu legăturile lor filogenetice.

Codreanu, R. *Grands problèmes controversés de l'évolution phylogénétique des metazoaires.* Am. Biol. T. IX, 11—12, 671—709, 1970.

Fira, Valeria, Năstăsescu, Maria. *Zoologia nevertebratelor.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1977.

Gersch, Manfred. *Phylogenie und Physiologie în Gesammelte Vorträge über moderne Probleme der Abstammungslehre.* F. Schiller Univ. Jena I, 9—26, 1965.

Grell, K. G., Gruner, H. E., Kilian E. F. *Einführung Protozoa, Placozoa, Porifera.* VEB g. Fischer Verlag. Jena. 61—156, 1980.

Ivanov, A. V. *Origine des Métazoaires.* Inst. Zool. Acad. Sci. U.R.S.S. Leningrad, 1—287, 1968.

Matic, Z. și col. *Zoologia nevertebratelor.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1983.

XXVI. ORIGINEA ȘI EVOLUȚIA VERTEBRATELOR

Pînă în 1977 cele mai vechi resturi de vertebrate cunoscute erau reprezentate de cîțiva solzi și cîteva fragmente de oase dermice descoperite în Arizona. Aceste resturi fosile aparțin agnatelor și datează din Silurian avînd vîrsta absolută de 450 milioane de ani. Relativ recent, două mari descoperiri succesive stîrnesc interesul paleontologilor și zoologilor, deoarece apreciază vîrsta vertebratelor la 500 milioane de ani, avînd ca punct de plecare, în timp, Cambrianul superior.

Prima descoperire aparține paleontologului australian Alex Ritchie (1977) care a găsit în stratele Ordovicianului inferior din centrul Australiei un agnat conservat în întregime. Acesta avea corpul fusiform și partea anterioară protejată de o carapace osoasă. Coada era acoperită de solzi în formă de baghete. Pe flancuri se deschideau o serie de orificii branhiale separate de mici plăci osoase, rombice (fig. XXVI.1). Acestui agnat i s-a dat numele de *Arandaspis*. Într-un strat vecin s-a găsit un agnat foarte apropiat morfologic de primul care a fost numit *Porophoraspis*.

Descoperirea este senzațională atît prin vechimea piesei (Ordovicianul inferior) cît și prin conservarea ei bună oferind informații precise despre structura primelor vertebrate.

A doua descoperire aparține americanului John Repetski care, cercetînd microfosilele dintr-un calcar marin din Cambrianul superior în nord-estul Wyomingului a pus în evidență fragmente din carapacea unui agnat (fig. XXVI.2). Fragmentele măsurau 1,5 mm lungime și aveau o structură asemănătoare carapacei heterostracilor, agnate cunoscute din Silurian pînă în Devonian. S-a atribuit aceste fragmente genului *Anatolepis* care era cunoscut în Ordovicianul Americii de Nord. Descoperirea acestor fragmente de carapace avansează punctul de plecare al vertebratelor cu 50 milioane ani. După structura carapacei aceste agnate se apropiau de heterostraci, dar spre deosebire de aceștia care aveau un singur

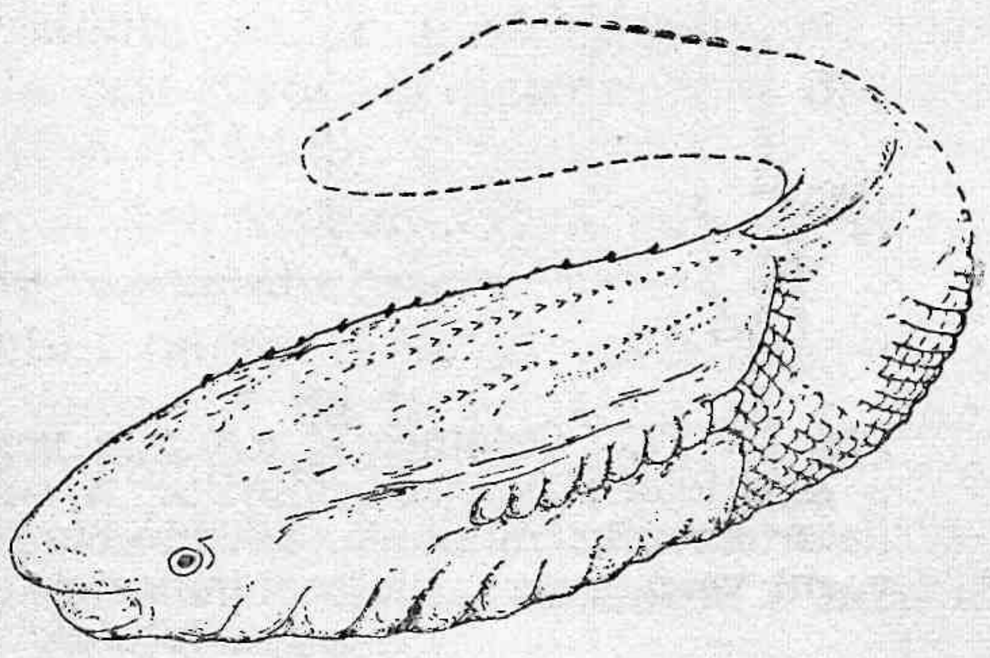


Fig. XXVI.1. *Arandaspis* unul dintre cele mai vechi vertebrate, fosilizat în întregime ; aparține Ordovicianului inferior (450 milioane de ani).

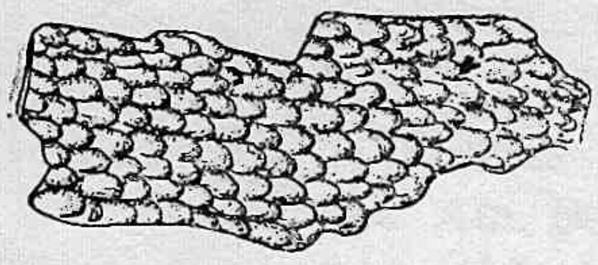


Fig. XXVI.2. Fragment de carapace dermică ornată cu tuberculi, aparținînd genului *Anatolepis*, cel mai vechi vertebrat cunoscut pînă în prezent ; el aparține Cambrianului superior (500 milioane de ani).

orificiu branhial, *Arandaspis* și *Porophoraspis* aveau multe orificii branhiale și sub acest aspect erau mai primitivi. Poziția sistematică a lui *Anatolepis* pare mai clară în sensul că avea plăcile externe ale carapacei asemănătoare cu ale heterostracilor ; deci ar fi vorba de un heterostrac mult mai primitiv decît cei cunoscuți din Silurian și Devonian.

Cercetările recente au condus la ideea că agnatele spre deosebire de gnatostome constituie un grup foarte heterogen și parafiletic. Împărțirea simplistă a agnatelor în forme fosile și forme actuale s-a dovedit a fi eronată. Mixinele sînt prin anatomia și fiziologia lor cele mai primitive vertebrate, deși nu se cunosc ca fosile. Ele s-au separat foarte de timpuriu de restul agnatelor poate chiar înainte de Cambrian (fig. XXVI.3).

Arandaspis și *Anatolepis*, cu toate specializările realizate, sînt printre cele mai primitive vertebrate cunoscute ca fosile. Ele posedau totuși un schelet extern care nu există la mixine. Aceste

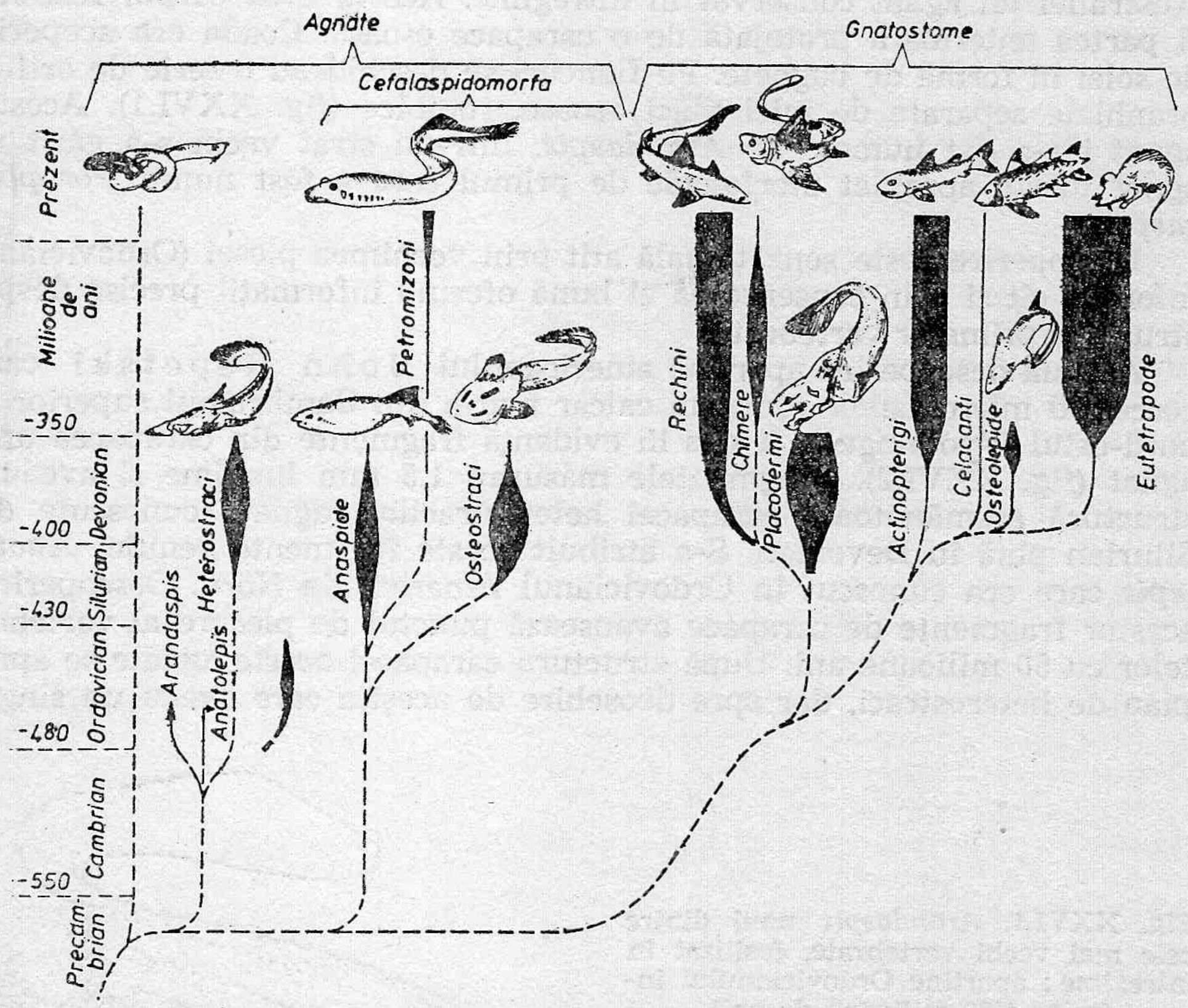


Fig. XXVI.3. Originea și evoluția vertebratelor acvatice : originea polifiletica a agnatelor ; poziția genurilor *Arandaspis* și *Anatolepis* și evoluția lor cu heterostracii ; mixinele, necunoscute în stare fosilă, sînt probabil cele mai vechi vertebrate ; cefalaspidomorfele evoluează pe mai multe linii dintre care supraviețuiesc doar petromizonii.

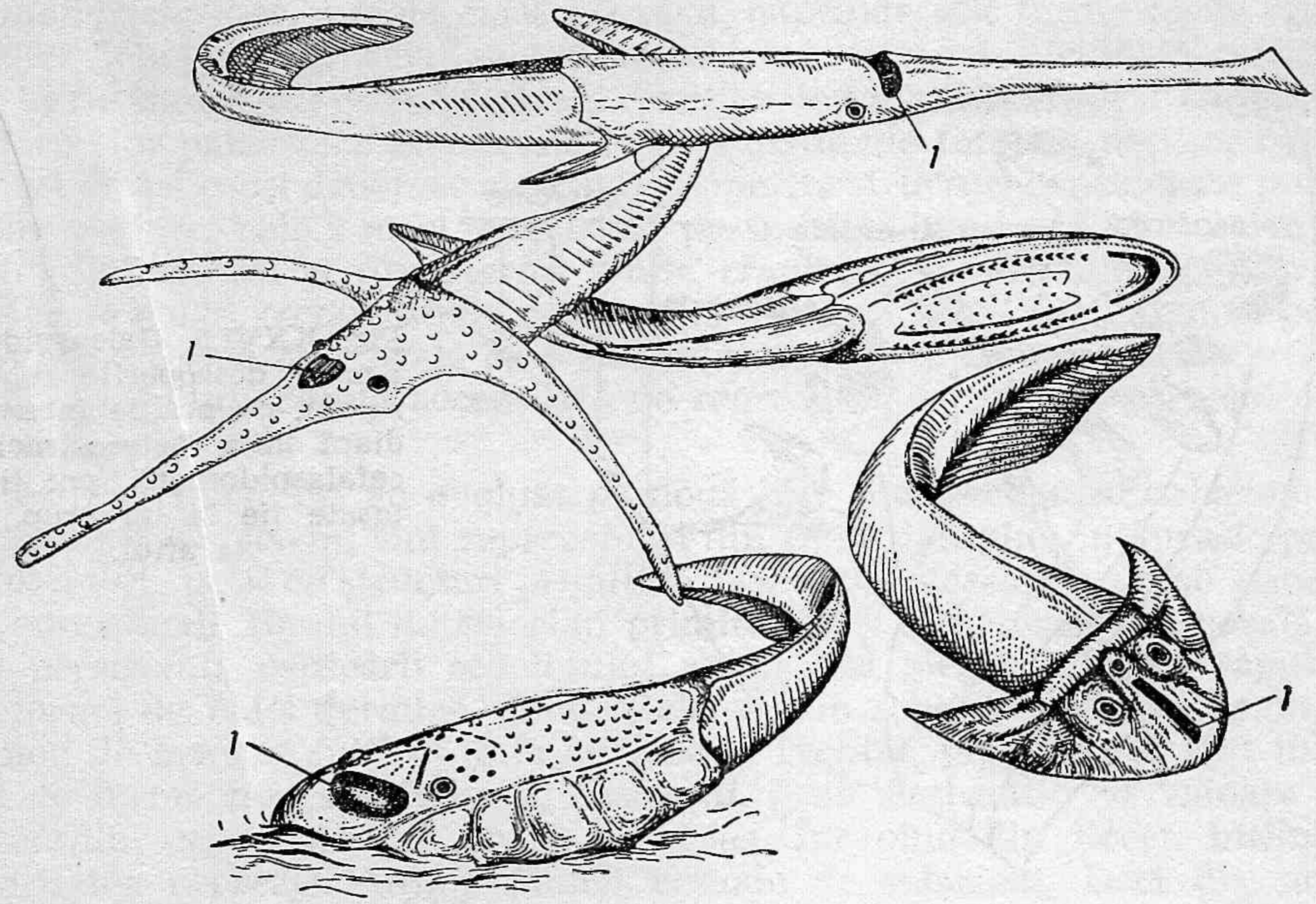


Fig. XXVI.4. Reconstituirea unor specii de agnate primitive (galeaspidele) descoperite relativ recent (1965) de Liu Yû Hai în straturile Devonianului inferior (370 milioane de ani) în China ; 1 — orificiul de pe fața dorsală a capului considerat un orificiu naso-hipofizar.

descoperiri arată în plus că, primele vertebrate au apărut în apa mării și nu în apă dulce. Mixinele și heterostracii au fost incluși în subclasa *Pteraspidomorpha* iar petromizonii, osteostracii și anaspidele în subclasa *Cephalaspidomorpha*. Formele fosile aveau un caracter comun cu gnatostomele și anume înotătoarele perechi care au dispărut la agnatele actuale. În 1965, paleontologul chinez Liu-Yû-Hai dă prima descriere a unui grup fosil de agnate, *galeaspide*, descoperite în Devonianul inferior (circa 370 milioane de ani) în China. Acestea sînt reprezentate printr-un număr mare de genuri și specii. Majoritatea prezentau un orificiu larg pe linia median dorsală puțin înaintea ochilor (fig. XXVI.4). Paleontologii chinezi au considerat acest orificiu o gură dorsală dar Phillipe Janvier îl consideră orificiul naso-hipofizar care permite inhalarea apei în respirație. P'an Kiang și Wang au arătat recent că galeaspidele prezentau numeroase fose în care erau adăpostite branhiile și canalele semicirculare. Prin caracterele lor, galeaspidele reprezintă o verigă de legătură între heterostraci și și cefalaspidomorfi. Aceasta nu înseamnă că se înscriu în ascendența sau descendența unuia dintre grupuri. Au cucerit unele specializări întîlnite și la osteostraci și petromizoni dar au conservat și unele caractere primitive (fig. XXVI.5).

Evoluția formelor actuale, mixine și petromizoni, fără cuirasă și cu scheletul cartilaginos, este un proces de regresiune.

Gnatostomele constituie un ansamblu monofiletic de vertebrate care au comun prezența fălcilor, caracter moștenit de la un strămoș comun pregnatostom. Gnatostomele se opun agnatelor printr-o serie de caractere de specializare (prezența fălcilor, urechea internă cu 3 canale semicirculare, dispoziția externă a branhiilor în raport cu arcurile branhiale și modul

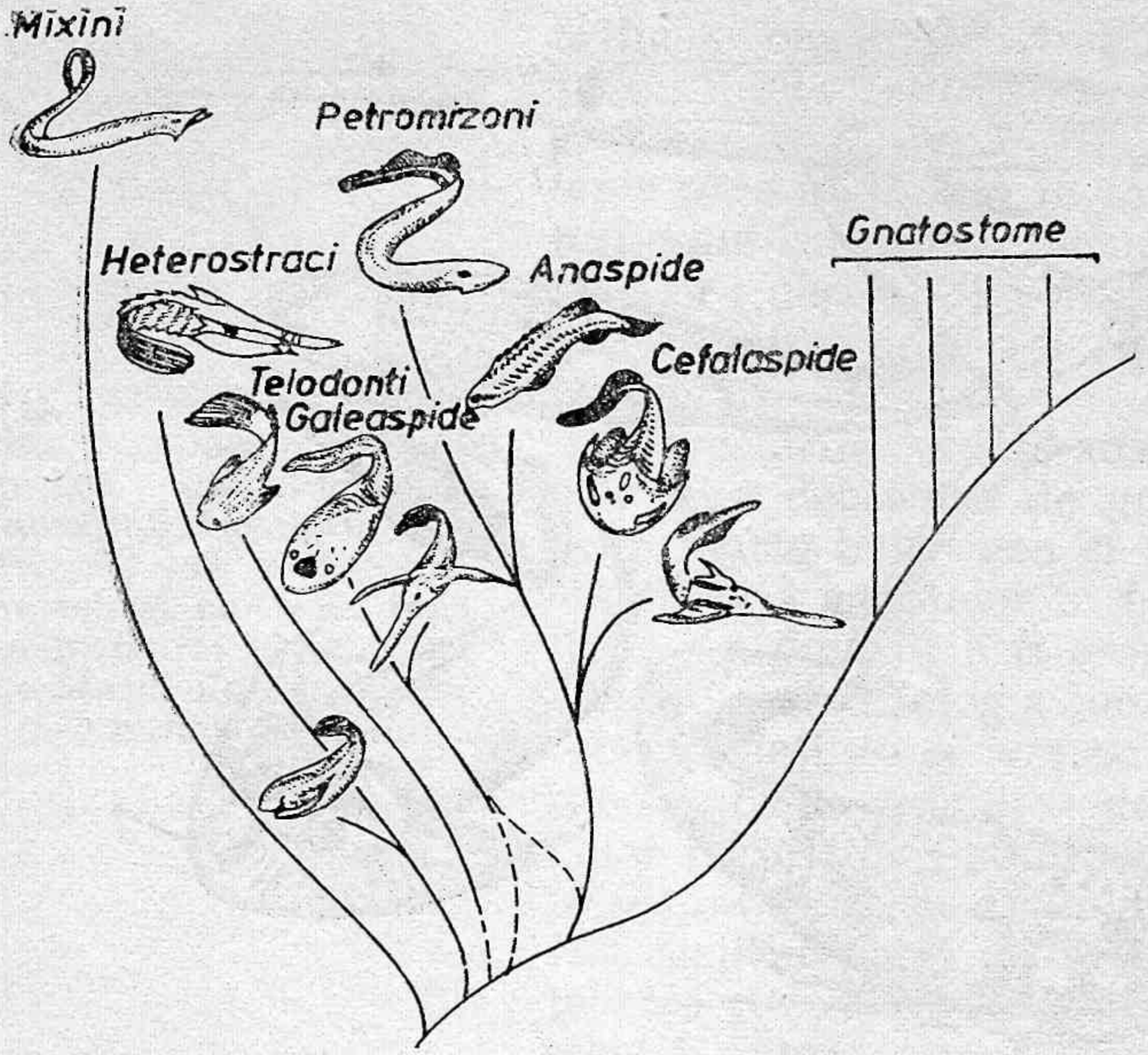


Fig. XXVI.5. Galeaspidele, agnate descoperite relativ recent, cu poziție intermediară între heterostraci și cefalaspidomorfi, pot fi atașate fie la un grup, fie la altul.

lor de inervare) dar au și caractere comune (schelet axial, țesuturi conjunctive dure, poziția și structura sistemului nervos) ce sugerează ideea că aceste 2 mari diviziuni de vertebrate au un strămoș comun, necunoscut pînă în prezent. Deci strămoșul gnatostomelor nu trebuie căutat printre agnate.

Primele vertebrate gnatostome s-au diferențiat la sfîrșitul Silurianului, cînd au apărut primele forme primitive de pești. Din punct de vedere sistematic peștii au fost grupați în 4 clase : *Acanthodii, Placodermi, Chondrichthyes* și *Osteichthyes.*

Acanthodii, pești exclusiv fosili, au evoluat din Silurian pînă la sfîrșitul Carboniferului în ape dulci și marine. Aveau corpul acoperit de solzi rombici de tip ganoid. Prima fantă branhială situată între arcul mandibular și hioid era funcțională. Neurocraniul era parțial osificat. Înotătoarea codală era puternic heterocercă la toți reprezentanții. Înotătoarele perechi erau prevăzute cu spini puternici. Uneori prezentau în urma înotătoarelor pectorale serii de spini dispuși în pereche. *Acanthodii* prezentau un ansamblu de caractere primitive și de specializare dintre care unele îi apropie de *Chondrichthyes* iar altele de *Actinopterygii* primitivi (Paleonisciformes).

Placodermii sînt tot pești exclusiv fosili care au trăit în paleozoic, aproape numai în Devonian, un singur gen supraviețuind și în Carbonifer. Aceștia erau pești cuirasați cu capul și partea anterioară a corpului acoperite de plăci dermice mari care formau o carapace osoasă. Restul corpului era nud sau acoperit de solzi. Ei erau reprezentați prin două grupuri cu valoare de subclasă : *Antiarchi și Arthrodiri.* Primii, mai puțin numeroși, erau de talie mică, ultimii cu o varietate mare de forme, de la specii mici, de apă dulce și bentonice, pînă la forme marine gigantice de 5—9 m (*Dinichthys*) cu structuri mai complexe ce îi apropie de *Chondrichtyes.*

Nu există un fir conducător către originea placodermilor dar tipul de structură atît de distinct sugerează ideea că acești pești au avut o origine monofiletică.

Chondrichthyes, a treia clasă de pești, cuprinde atît forme fosile cît și actuale. Scheletul lor cartilaginos, uneori calcifiat dar niciodată osificat, pare să fie caracterul esențial care îi distinge de ceilalți pești. Dar cunoașterea formelor paleozoice atenuează această distincție totală a peștilor cartilaginoși de cei osoși deoarece au fost descoperite structuri considerate punct de plecare între cele 2 mari grupuri de pești. Stabilirea unor afinități între peștii cartilaginoși și placodermi (bolta craniană cu orificiile nervilor și vaselor de sînge, comparabilă) conduce la ideea că peștii cartilaginoși provin dintr-o formă ancestrală cu o structură apropiată de cea a artrodirilor, dar cu o tendință foarte accentuată de regresiune în ceea ce privește osificarea scheletului.

Peștii cartilaginoși au evoluat pe două linii independente : *selacieni* și *bradiodonti*. Selacienii sînt reprezentați din Devonian pînă în Jurasic prin *protoselahii*, pești cu structuri primitive. Genul *Cladoselache*, bine cunoscut, corespunde tipului de selacian primitiv prin structura sa generală și prin persistența osificării scheletului axial, mai ales la nivelul capului, sub formă de plăci dermice. Pectoralele, cu un schelet polibazal realizau un mod de inserție întîlnit și la acantodii. Treptat, protoselahii sînt înlocuiți de forme mai specializate, *euselahii*, grup sistematic cu valoare de supraordin, care încep să apară din Lias. Începînd din Eocen întîlnim majoritatea reprezentanților faunei actuale de selacieni. Deci din acea perioadă erau bine stabilite liniile de evoluție și realizate principalele specializări ale grupului.

A doua linie de evoluție a peștilor cartilaginoși o constituie bradiodonții, pești cu dinții în „pavaj", care se disting de selacieni prin structura și stolodonția (permanența) dinților dar și prin articulația de tip autostilic a arcului mandibular. Formele paleozoice au fost incluse în supraordinul *Eubradyodonti*, cele actuale în *Holocefali*. Acestea din urmă apar la începutul Jurasicului, cu forme încă primitive de bradiodonți și au evoluat în direcția realizării structurii chimeridelor actuale care păstrează asemănări evidente cu placodermii. Se pune întrebarea, dacă selacienii și bradiodonții care au evoluat pe două linii independente își au originea în două grupuri diferite de placodermi. O afirmație la această întrebare ar releva originea polifiletică a peștilor cartilaginoși.

Soluția de a păstra statutul monofiletic grupelor sistematice mari este aceea de a accepta punctul de vedere al lui S t e n s i o care include selacienii, bradiodonții și strămoșii lor într-o singură clasă *Elasmobranchiomorpha*.

Osteichthyes este cea mai numeroasă clasă de pești ce apar la mijlocul Devonianului. Ei se caracterizează prin osificarea progresivă a scheletului intern și a învelișului extern al corpului, prezența solzilor dermici de tip cosmoid, ganoid și elasmoid și existența unor opercule care acoperă branhiile situate în camera branhială. Acest nou tip de organizare reprezintă un stadiu mai evoluat în comparație cu cel realizat de peștii cartilaginoși și marchează o etapă decisivă în istoria dezvoltării vertebratelor.

Primele forme de pești osoși prezentau o serie de caractere care aminteau de cele ale acantodienilor : forma alungită și comprimată, codala puternic heterocercă, regiunea preorbitară scurtă, învelișul dens al solzilor osoși. Putem presupune că peștii osoși și acantodii derivau dintr-o sușă comună mai veche cu structură mai generalizată. Peștii osoși au evoluat pe mai multe linii, constituind tot atîtea grupe mari de pești cu valoare de subclasă.

Actinopterygii sînt cei mai numeroși pești osoși în fauna actuală. Au respirație branhială. Înotătoarele perechi sînt constituite la exterior din raze dermice, ce susțin un pliu tegumentar și din piese scheletice profunde situate la bază. Apar în Devonianul mediu. Primii actinopterigi aparțin ordinului *Palaeonisciformes*, cei mai vechi condrostei, cu un schelet mult mai osificat decît la formele actuale, în cursul evoluției avînd loc o regresie a osificării. Ei au dispărut în Jurasic și au constituit punctul de plecare pentru alte grupe de pești, ca : *Acipenseriformes*, condrostei specializați cu scheletul intern regresat, cunoscuți din Lias : *Holostei* care apar în Triasic, cu maximum de înflorire în Jurasic, menținîndu-se în apele dulci ale Americii de Nord prin două genuri *(Amia* și *Lepisosteus)* cu cîteva specii ; *Halecostomi*, grup exclusiv fosil stins în Cretacic ; *Teleostei*, cei mai numeroși, grupați în multe ordine. Filogenia lor este încă puțin cunoscută iar clasificarea mai constituie încă o problemă pentru sistematicieni. Primii teleostei apar în Jurasicul superior. La început sînt puțin diferențiați aparținînd cîtorva ordine primitive de fizostomi. Încă din a doua jumătate a Cretacicului a avut loc o înoire a faunei de pești și o diferențiere a lor, formele primitive fiind înlocuite treptat cu forme evoluate. Diferențierea și înflorirea teleosteilor, mai întîi a celor fizostomi, apoi a celor fizoclișți, a compensat regresul condrosteilor.

Brachiopterygii, a doua subclasă de pești osoși, sînt reprezentați de două genuri *(Polypterus* și *Calamoichthyes)* și cîteva specii din apele ecuatoriale ale Africii. Cîteva resturi fosile datează din Cretacicul mijlociu și Terțiarul inferior. Se remarcă printr-o originalitate anatomică. Se crede că brahiopterigii s-au desprins ca o ramură din actinopterigi.

Dipnoii (dipneuștii) sînt pești cu respirație dublă, branhială și pulmonară. Structura înotătoarelor perechi îi deosebește de actinopterigi. Dipnoii sînt reprezentați prin multe forme dispărute a căror evoluție a avut loc în paleozoic. Stricta lor specializare la condițiile de viață din apele continentale, calde, a fixat foarte repede caracterele esențiale ale grupului, limitîndu-le potențialul evolutiv. Deși formele actuale se deosebesc prin unele caractere de cele devoniene, dipnoii au rămas conservatori, deoarece nu au suferit transformări importante în cursul perioadelor geologice. Dipnoii actuali sînt reprezentați doar prin trei genuri : *Protopterus* în Africa, *Lepidosiren* în America de Sud și *Neoceratodus (Epiceratodus)* în Australia. Deși dipnoii respiră prin plămîni ei nu fac parte din categoria peștilor coanați (cu coane).

Crosopterigii sînt reprezentați atît prin pești cu coane (ripidiști) cît și prin pești fără coane (actiniști). Aceștia s-au desprins dintr-un scurt trunchi comun cu dipnoii (v. fig. XXVI.3). Unii cercetători, printre care paleontologul american A. Romer, tind să reunească crosopterigii și dipnoii în subclasa *Sarcopterygi*, pești cu înotătoare cărnoase. De la început crosopterigii au evoluat și s-au diferențiat în două mari ramuri : *Rhipidisti* și *Actinisti*.

Ripidistii, grupați în ordinele *Osteolepiformes* și *Porolepiformes*, pulmonați și coanați, cu caractere mai generale s-au dezvoltat în apele dulci din Paleozoic. Acești pești erau purtătorii unor caractere esențiale de tetrapode : sacii nazali, coanele, canalul orbito-nazal, plămînii, înotătoarele perechi cu axa scheletică comparabilă cu a membrelor tetrapode.

Actiniștii, grupați într-un singur ordin, *Coelacanthiformes*, sînt pești crosopterigi ce pătrund în apele marine, bine oxigenate. Ei au pierdut coanele și li s-au atrofiat plămînii. În fauna actuală sînt reprezentați

printr-o specie *Latimeria chalumnae*, pescuită pentru prima dată în 1938, în Oceanul Indian, în apropiere de coastele Africii de Sud.

Revenind la originea peștilor osoși putem sublinia că, deși există încă multe lacune cu privire la evoluția lor se conturează tot mai clar originea multiplă a acestei clase.

Amfibienii reprezintă prima clasă de vertebrate care încearcă să părăsească mediul acvatic pentru a cuceri uscatul. Cu amfibienii începe marea supraclasă *Tetrapoda*. Astăzi este unanim recunoscut că amfibienii își au originea în crosopterigienii ripidisti. Problema filiației lor la unul sau mai multe grupuri de ripidisti a determinat conturarea unor concepții contradictorii.

Concepția monofiletică după care amfibienii ar proveni dintr-un singur grup de ripidisti, *osteolepiformii*, susținută de paleontologii J. Pivteau și A. Romer, este tot mai mult acceptată. Dintre variantele *concepției difiletice* cea mai interesantă este cea susținută de renumitul paleontolog suedez E. Jarvik, un bun cunoscător al crosopterigilor și labirintodonților devonieni. Conform acestei ipoteze, urodelele ar avea originea în ripidistii porolepiformi. La baza separării acestor două linii evolutive, de amfibieni, E. Jarvik a luat în considerație structura regiunii etmoidale.

Cel mai vechi grup de amfibieni este cel al labirintodonților, numiți și stegocefali, care au evoluat din Devonian pînă în Triasic. La baza acestui grup, foarte numeros (cu peste 200 genuri), stau *ihtiostegalii*, cele mai vechi tetrapode cunoscute pînă în prezent. Au fost descoperiți în 1931 de o expediție daneză. Descoperirea genului *Ichthyostega* a fost la fel de importantă ca și descoperirea lui *Archaeopterix*, deoarece constituie o dovadă certă a procesului de trecere de la pești la amfibieni. Prezența membrelor îi situează printre primele tetrapode. Deoarece ihtiostegalii prezentau și unele caractere de specializare s-a conturat ideea că ei nu constituie veriga directă între ripidistii osteolepiformi și stegocefalii postdevonieni ci, că, ar constitui un ram lateral al labirintodonților ce a evoluat în Devonianul superior și Carbonifer, stingîndu-se apoi repede. Pentru că ihtiostegalii aveau plămîni s-a presupus că trecerea de la crosopterigi la tetrapode s-a făcut în ape dulci, foarte calde și sărace în oxigen.

A. Romer și J. Pivteau grupează amfibienii în două subclase: *Apsidospondylia* și *Urodelomorpha*. Subclasa *Apsidospondylia* cuprinde 3 supraordine: *Labyrinthodontia, Phyllospondylia* și *Anura. Phyllospondylia* este un grup exclusiv fosil din Permianul inferior. Aveau talie mică, branhii externe în stadiul larvar, vertebre filospondile (cu două piese vertebrale subțiri cu aspect de frunze).

Anurele apar din Triasic. Cea mai veche formă cunoscută este proanurul *Protobatrachus massinoti* din straturile Triasicului inferior din Madagascar. Prin structura neurocraniului amintește de labirintodonți.

Subclasa *Urodelomorpha* grupează supraordinele: *Lepospondylia, Urodela* și *Gymnophiona*. Lepospondilii cu vertebre amficelice în formă de teacă, de talie mică, au trăit în Carbonifer și Permianul inferior. Urodelele apar începînd din Cretacic și se mențin și în fauna actuală. Originea lor poate fi căutată printre lepospondili. Gimnofionii, cu puține forme actuale, dar necunoscuți ca fosile, au fost trecuți în subclasa *Urodelomorpha* pe baza unor afinități cu lepospondilii. Între formele fosile și cele actuale există un mare hiatus, nefiind descoperite forme de trecere între ele.

Apariția amfibienilor constituie un moment deosebit de important în evoluția vertebratelor. Pătrunderea tetrapodelor pe uscat a dat un impuls

puternic evoluției, deoarece mediul terestru mult mai variat decît cel acvatic furniza noi potențialități de evoluție.

Reptilele sînt primele vertebrate independente de mediul acvatic. În ciclul lor biologic nu mai apare un stadiu larvar cu dezvoltare obligatorie în apă. Ouăle mari protejate de un înveliș membranos și calcaros, cu importante rezerve nutritive, asigură completa dezvoltare a embrionului. Embriogeneza acestor vertebrate implică apariția unor formațiuni noi : amniosul căruia i se datorește și numele acestui tip de dezvoltare, alantoida și corionul. Rezultatul acestui proces complex de dezvoltare a fost eliminarea fazei larvare, din ou ieșind o reptilă tînără, asemănătoare adultului.

Primele reptile apropiate de structura amfibienilor labirintodonți, din care se trag, datează din Carboniferul mediu și superior. Toate erau carnivore și cuceream habitate terestre. Se consideră că formele cele mai primitive de reptile sînt *cotilosaurienii* și că toate celelalte reptile pornesc dintr-un stoc inițial care trebuie căutat fie printre *cotilosaurienii captorinomorfi* fie în apropierea acestora. Tentativele de a deriva reptilele dintr-un anume grup de amfibieni sînt dificil de explicat deoarece este greu a stabili tipul de dezvoltare la formele fosile. De asemenea, există mari hiatusuri între amfibienii primitivi și primele reptile care au dus la o serie de controverse legate de originea și evoluția reptilelor. S-a comentat mult despre *Seymuria* pe care unii paleontologi o consideră un labirintodont specializat, iar alții un cotilosaurian.

Diversitatea structurală a reptilelor pledează pentru un polifiletism posibil, considerînd că acestea ar fi evoluat de la început pe mai multe linii pornind de la suș diferite. Acest punct de vedere a fost reluat recent de profesorul Kuhn Schnyder, specialist în reptile triasice. Criteriile osteologice au condus la ideea că, reptilele au evoluat pe 6—7 linii naturale și că ele s-au separat din amfibieni primitivi într-un mod polifiletic foarte larg.

Concepția originii monofiletice, după care reptilele derivă dintr-un singur grup de stegocefali are încă mulți adepți. Pare mai rezonabilă ideea că, scindarea reptilelor în grupuri mari, cu potențialități evolutive diferite s-a produs de timpuriu dar în urma cuceririi statutului de structură reptiliană. Dovezile paleontologice nu pledează pentru o diviziune inițială a reptilelor prin individualizarea a numeroase linii, direct din stegocefali. Este greu de admis că numeroase grupuri de amfibieni primitivi ar fi cucerit independent tipul amniotic de dezvoltare embrionară care constituie un caracter fundamental pentru reptile. Acest tip de dezvoltare embrionară a necesitat o serie de modificări structurale și fiziologice foarte particulare care conform concepției polifiletice ar fi trebuit să se repete de șapte ori în cazul a șapte grupuri de amfibieni labirintodonți.

Liniile de evoluție ale reptilelor (fig. XXVI.6) sînt următoarele :

1. Linia anapsidienilor unește reptile arhaice cum sînt cotilosaurienii și chelonienii. Această linie se caracterizează prin tipul de neurocraniu anapsid, adică fără fose temporale. Cotilosaurienii au apărut în Carboniferul superior și au cunoscut o înflorire în Permianul inferior. Sînt cele mai vechi reptile cunoscute pînă în prezent. Chelonienii datează din Triasicul superior. Fiind un grup conservator a evoluat foarte puțin pînă în prezent. Relațiile dintre cotilosaurieni și chelonieni nu sînt bine cunoscute.

2. Linia lepidosaurienilor include reptile cu craniul diapsid, adică cu două perechi de fose temporale. Lepidosaurienii, ce reprezintă majoritatea

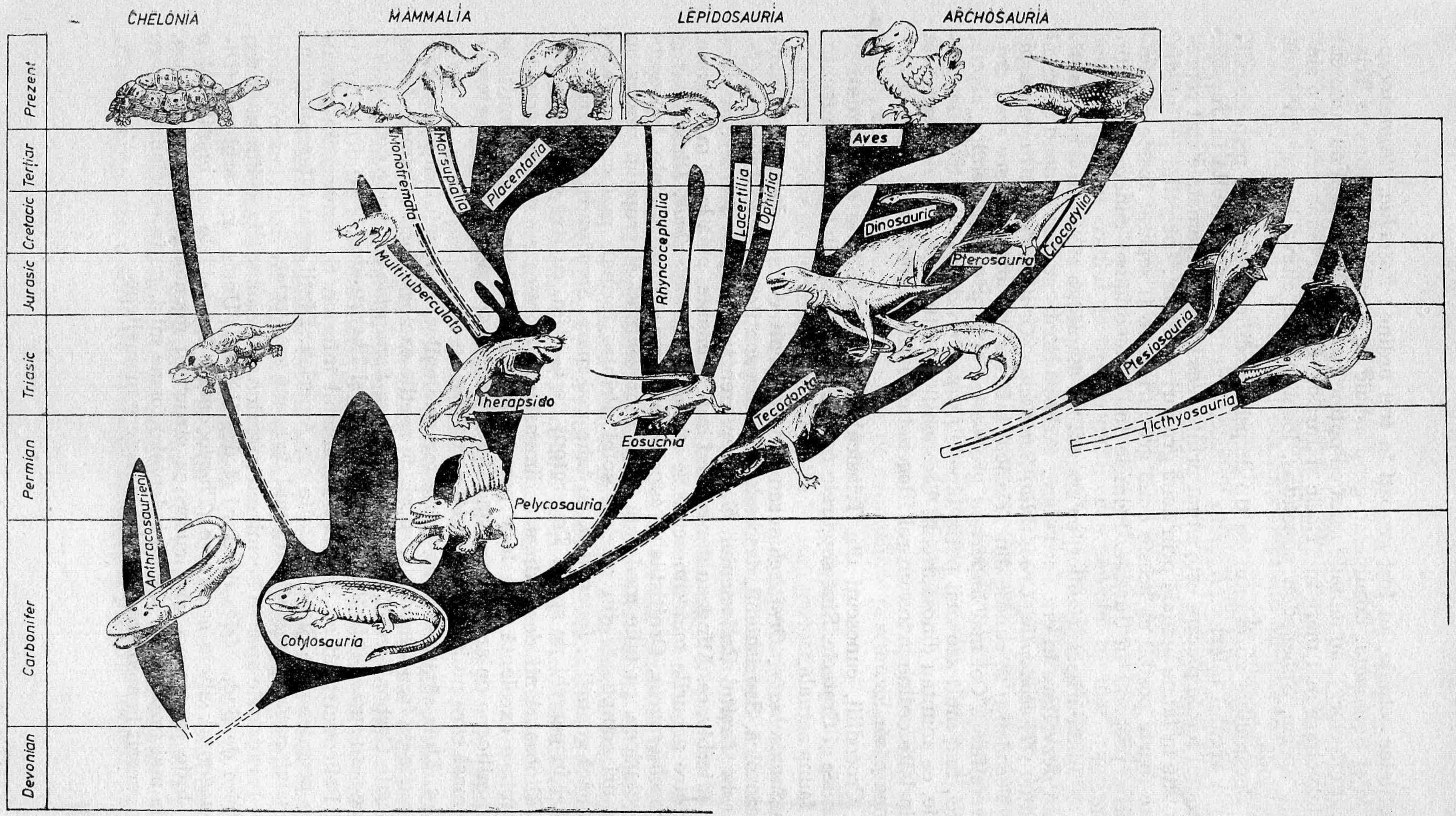


Fig. XXVI.6. Arborele filetic al amniotelor din care reiese evoluția reptilelor pe mai multe linii ; cotilozaurienii cel mai primitiv grup de reptile cunoscute pînă în prezent stă la baza liniilor evolutive.

reptilelor actuale, au fost grupați în trei ordine : *Eosuchia, Rhynchocephalia și Squamata*. Eosuhienii, grup arhaic de reptile, s-au stins în Triasicul inferior. Erau de talie mică cu puține forme. Rincocefalii au cunoscut o dezvoltare mai mare în Triasic și Jurasic. Există în fauna actuală o singură specie, *Sphenodon punctatus*, localizată în cîteva insule din Noua Zeelandă.

Scvamatele au craniul de tip diapsid modificat secundar prin deschiderea arcului inferior. Apar în Triasicul mediu și se dezvoltă în Jurasic. Punctul lor de plecare este situat printre eosuhieni. Scvamatele sînt reprezentate în fauna actuală prin două grupuri distincte : *Lacertilia* și *Ophidia*. Este foarte posibil ca aceste două grupuri să se fi separat foarte de timpuriu, probabil în Jurasic. Primele fosile de ofidieni cunoscute aparțin boidelor.

3. Linia arhosaurienilor, cu craniul tot diapsid, a cunoscut o extraordinară dezvoltare în era Secundară. Arhosaurienii au fost grupați în cinci ordine : *Thecodontia, Crocodylia, Saurischia, Ornithischia* și *Pterosauria*.

Tecodonții se cunosc din Triasicul inferior, perioadă în care erau deja diversificați. Cel mai important grup este cel al pseudosuhienilor, reptile mici, mai mult sau mai puțin bipede *(Euparkeriidae)* sau patrupede, greoaie, ce anunțau dinosaurienii. Tecodonții constituie punctul de plecare al celorlalte ordine avînd un rol filogenetic foarte important, ei stînd la originea păsărilor.

Crocodilii, cunoscuți din Triasicul inferior sînt bine reprezentați în Jurasic și Cretacic. Sînt singurele reptile din această linie care se mențin în fauna actuală.

Saurischia și *Ornitischia* sau dinosaurienii domină fauna reptiliană mezozoică. Saurishienii, descendenți ai tecodonților, apar în Triasic și dispar la sfîrșitul Cretacicului. Sînt reprezentați atît prin forme carnivore cît și ierbivore. Atingeau dimensiuni impresionante, pînă la 30 m lungime. Printre genurile mai cunoscute se numără : *Tyranosaurus, Diplodocus* și *Branchiosaurus*. Ornitishienii cuprindeau forme foarte variate, îndeosebi vegetariene, cu talie moderată. Unii reprezentanți ai grupului prezentau armuri complicate din plăci și spini. Printre formele mai cunoscute se numără genurile : *Iguanodon*, cu talia mai mare, *Stegosaurus* cu șiruri de plăci în perechi pe spate, *Triceratops* de 6—8 m, cu trei coarne pe cap.

Dinosaurienii deși atingeau dimensiuni gigantice au realizat totuși o adaptare excelentă care le-a permis să supraviețuiască mai mult de 100 milioane de ani. Gigantismul lor a condus probabil la o homeotermie de masă care nu implică o reglare nervoasă.

4. Linia sinapsidienilor sau a terapsidienilor, cu craniul sinapsid, cu o pereche de fose temporale, cuprinde reptile exclusiv fosile. Primele forme aparțin Carboniferului superior. Subclasa *Synapsida* cuprinde două ordine care s-au succedat în timp : *Pelycosauria* și *Therapsida*.

Pelicosaurienii au dominat Permianul inferior. Se cunosc din straturile permiene ale Statelor Unite ale Americii. Dinții erau diferențiați în : incisivi, canini și molari. Regimul de hrană era variat.

Terapsidele apar în Permianul superior și se cunosc din sedimentele din Africa de Sud, Africa de Nord și din U.R.S.S. Unele erau erbivore *(Dicynodonta)*, altele carnivore *(Theriodonta)*. Terapsidele au manifestat o evoluție progresivă spre cucerirea structurii mamaliene. Dintre acestea, cele mai importante sînt teriodontele, forme mici, puțin specializate, care au cucerit homeotermia și alte caractere mamaliene.

5. Linia euriapsidienilor reprezentată de reptile adaptate la viața acvatică. Aveau craniul euriapsid, cu o singură pereche de fose temporale dar cu poziție mai dorsală și mediană decît la sinapsidieni. Acest ansamblu de reptile cuprinde placodonții și pleziosaurienii *(Plesiosauria)*. Placodonții se cunosc din Triasicul Europei și din împrejurimile Mediteranei. Caracteristica lor o constituie dinții în „pavaj" și membrele adaptate la viața acvatică. Pleziosaurienii erau reptile acvatice marine, frecvente în toate mările Jurasicului și Cretacicului. Aveau membrele transformate în palete, cu un număr mare de falange dar constant cu cinci degete. Talia lor atingea frecvent 5—7 m dar unele specii măsurau pînă la 15 m.

6. Linia ihthiosaurienilor cuprinde reptile foarte bine adaptate la viața acvatică. Aveau craniul de tip parapsid, cu o pereche de fose temporale situate dorsal, printre oasele bolții. Au trăit din Triasicul inferior pînă în Cretacicul superior. Un schelet întreg a fost găsit în 1811 și aparține Jurasicului inferior al Angliei. Forma lor o amintește pe cea a delfinilor. Aveau membrele transformate în palete înotătoare. Prezența înotătoarei dorsale și codale justifică numele de ihtiosaurieni. La începutul erei Mezozoice au apărut forme mici, de aproximativ 1 m. Formele jurasice erau mult mai mari (măsurau 12 m). În Cretacic erau deja în declin.

În cursul celor 300 milioane de ani care s-au scurs de la apariția reptilelor, acestea au cunoscut perioade de expansiune precum și perioade de regres care au dus la dispariția multor specii.

Prima expansiune, în Permianul inferior, corespunde apogeului pelicosaurienilor, care au dominat fauna terestră în acea perioadă.

A doua expansiune a avut loc în Permianul superior și se caracterizează prin marea înflorire a reptilelor mamaliene. Clima aspră a făcut ca selecția naturală să favorizeze acele reptile care realizau mecanisme de autoreglare termică. Este posibil ca homeotermia să fi fost realizată de grupe diferite de reptile ca : *Cynodonta, Bauriomorpha.*

A treia expansiune corespunde Triasicului mediu, perioadă în care a avut loc o mare transgresiune pe pămînt. Dintre teriodonte se desprind mamiferele. Reptilele diapside domină cu o bogăție de forme. Dinosaurienii care își fac apariția spre sfîrșitul Triasicului mediu cunosc o evoluție rapidă. Ei vor da forme din ce în ce mai mari. Apar crocodilienii. Apele marine sînt încă populate de reptile de tipul ihtiosaurienilor, placodonților și rincocefalilor.

În Jurasicul superior o ramură a arhosaurienilor dă naștere la primele păsări ce aparțin genului *Archaeopterix.*

Sfîrșitul Cretacicului superior a marcat extincția brutală și simultană a multor grupe de reptile, datorată climei reci ce a urmat regresiunii. Supraviețuiesc chelonienii, scvamatele și rincocefalii prin forme relativ mici. Dintre reptilele mari de arhosaurieni doar crocodilienii s-au menținut pînă în prezent.

În Cuaternar, glaciațiile fac ca arealul reptilelor să se reducă foarte mult. Formele mari nu depășesc zonele tropicale umede. În regiunile temperate se mențin puține specii și de talie mică.

Păsările formează cea mai specializată clasă a vertebratelor cu o unitate naturală remarcabilă și cu o structură destul de uniformă dacă facem abstracție de ratite și pinguini. Originea lor reptiliană este strîns legată de arhosaurieni, mai exact de pseudosuhienii triasici. Aceste reptile mici, triasice, prezentau o serie de caractere comune cu păsările jurasice ; ten-

dința spre bipedie, structura craniului, structura membrelor. Deoarece pseudosuhienii cunoscuți prezentau o serie de caractere de specializare este foarte posibil ca ei să nu fi stat la baza apariției păsărilor ci împreună să fi derivat din arhosaurieni arhaici. Cum paleontologia nu a reușit să descopere forme de trecere între pseudosuhienii care nu zburau și prima pasăre jurasică s-a conceput un tip ipotetic, numit *Proavis*.

Primele păsări descoperite în calcarele jurasice din Bavaria aparțin unei singure specii — *Archaeopteryx litographyca*. Acestea nu aveau dezvoltată capacitatea de zbor. Aripile lor care serveau la agățat, cățărat, permiteau doar o planare susținută sau ramată. Remigele nu aveau rigiditatea necesară, iar musculatura nu avea forță suficientă pentru a realiza un zbor adevărat. Caracterele reptiliene și aviene întîlnite la aceste păsări ne indică sensul, direcția în care s-a făcut evoluția. Aceste caractere atestă legăturile filogenetice între reptile și păsări.

Printre caracterele reptiliene ale păsărilor jurasice se numără : unele particularități ale scheletului, cum ar fi prezența vertebrelor codale libere, care constituie o regiune codală lungă, cu 20—21 vertebre, prezența dinților pe maxilare, metacarpienele și degetele aripii libere prevăzute cu gheare, peroneul la fel de lung ca și tibia, absența carenei pe stern, caracter ce indică cert că nu erau zburătoare active.

Dintre caracterele aviene mai importante amintim : membrele transformate în aripi, corpul acoperit de pene ce proveneau din alungirea solzilor, pubisul întins mult înapoia corpului, claviculele fuzionate într-o furculă, prezența unei cozi de pene cu rectricele înșirate cîte două pe fiecare vertebră, maxilarele alungite într-un cioc.

Archaeopteryx avea talia unui porumbel. Această specie a fost inclusă într-o subclasă „*Saurura*“ diferită de a celorlalte păsări care au fost grupate în „*Ornithura*“. Relațiile între aceste două clase nu sînt încă elucidate. Este posibil ca de la *Proavis* să fi pornit două direcții de evoluție ; una ar fi dus spre *Archaeopteryx* iar alta spre *Ornithura* care s-ar fi diferențiat în Cretacic.

Păsările Cretacicului sînt de asemenea primitive. Ele mai aveau dinți pe maxilare. Aparțineau la două genuri : *Hesperornis și Ichthyornis*. *Hesperornis* avea membrele anterioare vestigiale, dovadă a faptului că nu zburau, membrele posterioare cu degete lungi prinse în palmatură, dovadă sigură că erau bune înotătoare și scufundătoare, sternul era lipsit de carenă, pe maxilă și mandibulă aveau dinți. Aceste păsări ce atingeau 1 m înălțime erau larg răspîndite ; resturi fosile s-au găsit în America de Nord, Europa și Australia. *Ichthyornis*, de talia unui pescăruș, prezenta caractere mai apropiate de cele ale păsărilor actuale. Aripa era bine dezvoltată, sternul prezenta carenă, caractere ce atestă capacitatea lor de zbor. Nu s-a stabilit pînă în prezent o legătură filogenetică între păsările cretacice și cele actuale.

Păsările terțiare sînt mult mai diversificate. Nu mai aveau dinți, erau bune zburătoare, înotătoare sau alergătoare. Primele resturi fosile datează din Paleocen și amintesc de ratite.

Declinul reptilelor și îndeosebi dispariția dinosaurienilor la sfîrșitul Cretacicului a permis dezvoltarea păsărilor. Acestea devin numeroase în Eocen. Ele aparțineau la 27 de familii prezente în fauna actuală. Printre cele mai vechi păsări se numără : tinamiformele, grup mic și izolat de păsări terestre din Mexic și America de Sud, sfenisciformele, procelariiformele și pelecaniformele. Unii sistematicieni consideră și galiformele grup foarte vechi de păsări. Diferențierea păsărilor continuă în Oligocen

și Miocen dar mai ales în Pliocen cînd apar : lebedele, șoimii, drepnelele, rîndunelele și ciocîrliile. Dispar unele forme gigantice ca pelicanul de California, a cărui anvergură a aripilor atingea 5 m. În Pleistocen diferențierea atinge punctul maxim, dar o parte din specii se sting datorită schimbării condițiilor climatice.

Mamiferele ca și păsările au o origine reptiliană, punctul lor de plecare fiind reptilele teriodonte. Cercetările recente pledează tot mai mult pentru originea monofiletică a mamiferelor care derivă dintr-un grup de teriodonte cunoscute sub numele de cinodonte *(Cynodonta)*. Posibilitatea cuceririi structurii mamaliene de grupe diferite de reptile, posibilitate din care ar decurge originea polifiletică a mamiferelor, a fost un timp larg acceptată, datorită variației mari de structură a dinților la formele mamaliene primitive. Deci, sub acest aspect era foarte probabil ca frontiera arbitrară dintre reptile și mamifere să fi fost trecută de mai multe ori. De altfel au existat discuții și asupra criteriilor de distingere a celor 2 clase. Specialiștii au deplasat limitele de separare a reptilelor și mamiferelor în funcție de criteriile considerate fundamentale. În prezent, s-a căzut de acord a se considera structura mandibulei un caracter util pentru separarea celor două clase. Mandibula reptiliană cuprinde pînă la 7 oase, iar cea a mamiferelor nu are decît o piesă, dentarul. Articulația între mandibulă și craniu este situată la reptile între patrat și articular. La mamifere, aceste oase au intrat în alcătuirea urechii medii iar articulația se realizează între dentar (singurul os al mandibulei) și scvamosal, os cranian.

Primele mamifere au apărut cu circa 200 milioane de ani în urmă, către sfîrșitul Triasicului, cam în același timp cu dinosaurienii. De la început s-au diferențiat două mari linii de evoluție : *Nontheria* și *Theria*, care se deosebeau prin structura peretelui cranian și a molarilor.

Primele mamifere ale liniei neteriene *(Morganucodon)* conservau o dentiție foarte asemănătoare cu a formelor ancestrale reptiliene *(Cynodonta)*. Ele stau la baza unei ramuri mamaliene axiale „*Triconodonta*“. Aceste mamifere primitive prezentau numeroși molari cu cîte trei cuspide principale alineate. Triconodontele, care au constituit o etapă importantă în începuturile evoluției mamiferelor, s-au stins în Cretacicul superior (fig. XXVI.7). O expediție poloneză care a făcut numeroase săpături în deșertul Gobi, în perioada 1963—1971, a scos la iveală fragmente craniene și postcraniene de triconodonte ce aparțin mai multor perioade (Triasic superior-Cretacic).

Docodontele constituie un alt grup de mamifere neteriene foarte apropiat de cel al triconodontelor după care probabil s-au desprins. Acestea s-au stins foarte repede.

Multituberculatele, tot o ramură a neterienilor, au evoluat într-un timp mai lung. Craniile de multituberculate descoperite în deșertul Gobi aparțineau unor forme vegetariene, asemănătoare rozătoarelor actuale. Aceste mamifere ce au cunoscut o mare înflorire în Terțiar aveau molarii puternici, adecvați pentru strivirea hranei.

Toate aceste ramuri s-au stins fără a lăsa descendenți în fauna actuală. Singura ramură „*Prototheria*“ a acestui ansamblu de mamifere neteriene, se menține în fauna actuală prin cîteva specii de monotreme (echidna și ornitorincul). Structura lor primitivă ne arată că ele au apărut cu mult timp în urmă dar lipsa formelor fosile menține încă în obscuritate originea lor reală.

A doua linie de mamifere „*Theria*“ are un debut discret deși ulterior a cunoscut o dezvoltare impresionantă și o extindere geografică rapidă.

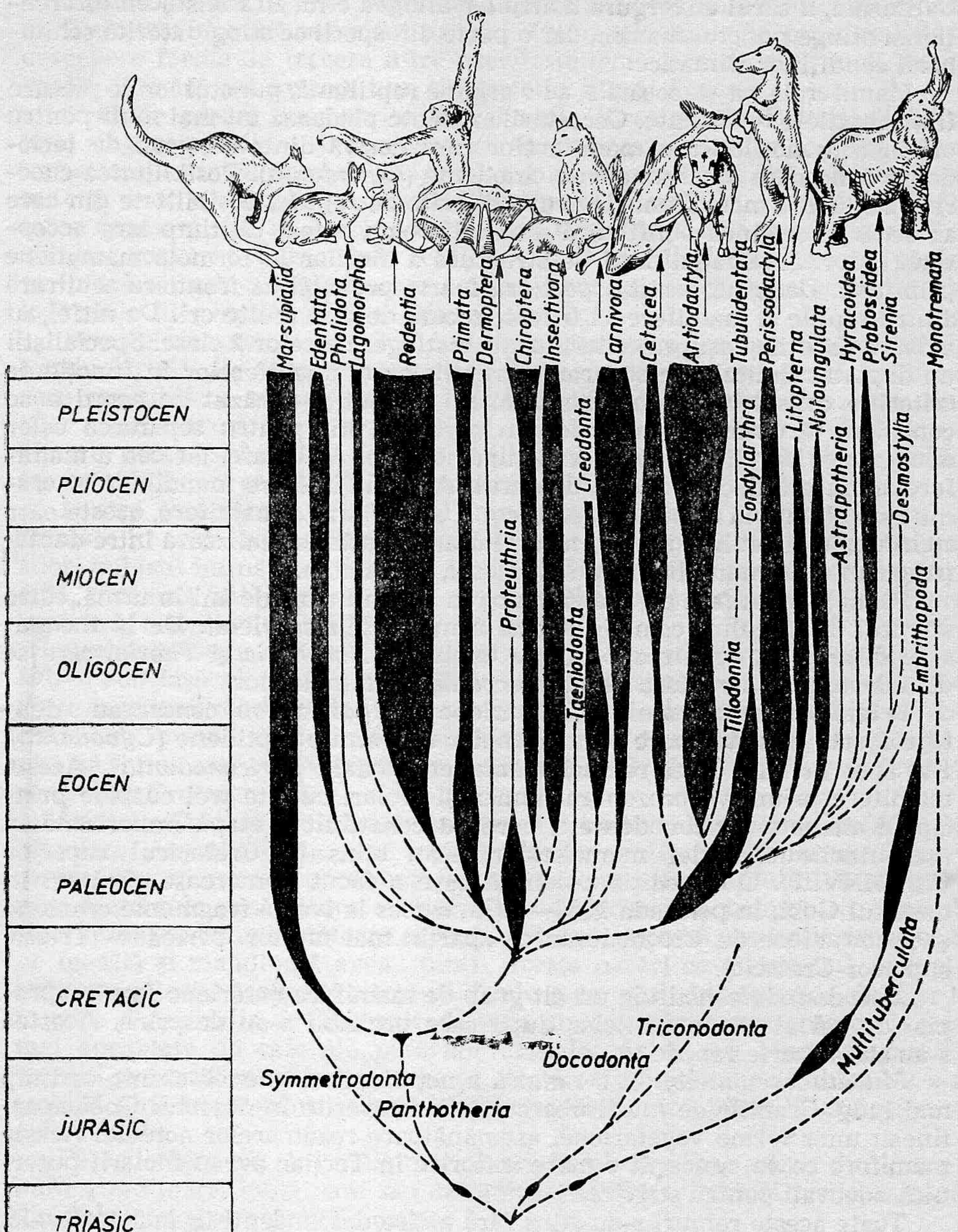


Fig. XXVI.7. Arborele filetic al mamiferelor, cu punct de plecare în Triasic ; începînd din Cretacic mamiferele realizează o veritabilă „explozie“ prin diversificarea mamiferelor și cucerirea celor mai variate medii de viață.

Prima formă de terian „*Kuenotherium*“ este cunoscută doar prin cîțiva dinți de vîrstă retiniană ce provin din Țara Galilor. Acești molari prezentau trei cuspide dispuse în triunghi.

La începutul Jurasicului erau deja diferențiate două ramuri : *Symetrodonta* și *Pantotheria*. Aceasta din urmă stă la baza *marsupialelor* și *placentarelor* ce au apărut la mijlocul Cretacicului, acum 100 milioane de ani. Marsupialele se deosebesc de placentarele actuale prin prezența oaselor marsupiale și prin modul lor particular de reproducere. Este posibil ca primele placentare să fi avut și ele oase marsupiale. Strămoșul comun al marsupialelor și placentarelor „*Aegialodon*“ este cunoscut doar printr-un molar inferior de 1 mm lungime. Acest molar de tip tribosfenic, considerat ca cel mai vechi molar, aparține Cretacicului și a fost găsit în Anglia. Săpăturile din deșertul Gobi au scos la lumină o colecție de 12 maxile și mandibule fragmentate, cu dinți și dinți izolați ce aparțin celor mai vechi mamifere placentare. Nu au fost semnalate urme de marsupiale.

Avînd în vedere că aceste două ramuri de terieni au apărut aproape în același timp este inexact a considera marsupialele inferioare placentarelor și că ele se înscriu în ascendența acestora din urmă. Marsupialele au cucerit caractere proprii care nu sînt nici ancestrale, nici primitive în raport cu cele ale placentarelor. Aceste două grupe de mamifere au urmat căi de evoluție divergente și ele nu pot fi derivate unele din altele. Marsupialele nu au cunoscut extensia placentarelor. Radiația lor a avut loc în America de Nord și de Sud, în Australia și posibil, Antarctida (unde prezența lor nu a fost atestată). Mamiferele placentare se separă din Cretacic în numeroase ramuri cu regim alimentar insectivor, carnivor, vegetarian.

Grupele de mamifere placentare care suscită confruntări de opinii asupra originii și poziției lor sistematice sînt pinipedele și primatele.

După cercetările unor paleontologi americani, pinipedele apar ca un grup artificial, fără semnificație filogenetică. Conform acestor cercetări, focile și otariile nu ar deriva dintr-un strămoș comun ; primele ar fi înrudite cu mustelidele, iar otariile cu canidele sau ursidele. Deci, și un grup și celălalt de pinipede trebuiesc incluse printre fisipede. Forma generală a corpului, destul de asemănătoare la foci și otarii ar fi rezultatul unui fenomen de convergență.

Problema originii și evoluției primatelor este cu mult mai complicată, motiv pentru care ea va constitui subiectul unui alt comentariu.

În concluzie, putem spune că, procesul de evoluție al vertebratelor a început cu 500 milioane de ani în urmă, avînd ca punct de plecare Cambrianul superior. Primele vertebrate, cu o structură primitivă au apărut în mediul acvatic, dar nu în apele dulci ci în mare. Trecerea vertebratelor de la mediul acvatic la cel terestru a constituit episodul cel mai important din istoria evoluției lor. Această trecere de la mediul acvatic la cel terestru s-a realizat incomplet la amfibieni deoarece reproducerea și dezvoltarea larvară impune cu necesitate reîntoarcerea în apele dulci. Numai cîteva specii de amfibieni au reușit să devină complet terestre. La amniote, oul bogat în substanțe nutritive (vitelus) ca și apariția anexelor embrionare (amnios, alantoidă) elimină stadiile larvare acvatice în cursul dezvoltării. Cucerind uscatul, amniotele s-au adaptat la cele mai variate condiții de viață. Totuși, unele reptile, păsări și mamifere revin secundar și sporadic la viața acvatică. Astfel, apare fenomenul de convergență, de asemănare între grupe de vertebrate ce aparțin la unități sistematice diferite, care a dat adeseori aparența unor legături filogenetice, mascînd afinitățile reale.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Bănărescu, P. *Fauna R.S.R. Cyclostomata și Chondrichthyes.* Vol. XII, fasc. 1, Ed. Academiei R.S.R., București, 1969.

Bănărescu, P. *Fauna R.P.R. Pisces — Osteichthyes.* Vol. XIII, Ed. Academiei R.P.R., București, 1964.

Devillers, Ch. *La genèse des mammifères.* La recherche, nr. 122, vol. 12, 1981.

Eldredge, N. *Macroevoluția.* La recherche, nr. 133, vol. 13, 1982.

Fuhn, I. Vancea, Șt. *Fauna R.P.R. Reptilia.* Vol. XIV, fasc. 2, Ed. Academiei R.P.R., 1961.

Hoffstetter, R. *Histoire des mammifères et dérive des continents.* La recherche, nr. 164, vol. 7, 1976.

Janvier, Ph. *Le plus ancien vertébré.* La recherche, nr. 96, vol. 10, 1979.

Janvier, Ph. *D'étranges poissons chinois.* La recherche, nr. 100, vol. 10, 1979.

Popescu, Alexandrina. *Controverse asupra originii și evoluției vertebratelor.* Natura, 1972.

Romer, S. A. *L'origine des classes de vertébrés.* La recherche, nr. 33, vol. 4, 1973.

XXVII. FIZIOLOGIA ȘI BIOCHIMIA VEDERII

Sensibilitatea vizuală este adaptată pentru recepția și analiza undelor electromagnetice, care, la om, sînt cuprinse între 400—725 nm.

Vederea are un rol deosebit de important în viața organismelor prin cantitatea impresionantă de informații recepționate din mediul extern (la om, circa 90% din totalul informațiilor pătrund prin ochi), care intervin în cel mai mare grad în adaptarea organismului la mediul de viață, în orientarea spațială, în menținerea echilibrului și în activitatea generală a scoarței cerebrale.

Pentru realizarea văzului, în afara celor 3 segmente comune oricărui analizator, s-a dezvoltat, în decursul evoluției, un aparat optic, capabil să proiecteze imaginile asupra fotoreceptorilor. Aparatul optic e un sistem de 4 medii refringente (corneea, umoarea apoasă, cristalinul și corpul vitros), avînd datorită corneei și cristalinului, o forță convergentă, capabilă să formeze imaginile pe retină, care sînt reale, răsturnate și mai mici.

Mecanismul acomodării ochiului. Acomodarea ochiului este procesul care permite formarea imaginilor clare pe retină a obiectelor aflate la diferite distanțe de ochi. La animalele superioare și la om, aceasta se realizează pe de o parte, prin modificarea puterii de refracție a cristalinului, iar pe de altă parte, prin modificarea diametrului pupilei și prin mișcările conjugate ale celor doi ochi.

La un copil, puterea de refracție a cristalinului poate fi mărită de la 9—10 dioptrii (D), puterea unui cristalin neacomodat, la 20 D. Aceasta se realizează prin creșterea convexității feței anterioare a cristalinului, dovedită prin experiența lui Purkinje. Acomodarea se face astfel : cristalinul este compus dintr-o capsulă foarte elastică, umplută cu proteine fibrilare vîscoase dar transparente. Un cristalin extras din ochi, deci cînd asupra lui nu se exercită nici un fel de tensiune, ia o formă sferică, datorită elasticității capsulei. Cînd cristalinul este acomodat pentru vederea la distanță, ligamentul suspensor (zonula Zinn), care este fixat de capsula cristalinului, este supus unei tensiuni generate de structurile elastice în special de coroidă. La locul de inserție al ligamentului suspensor de corpii ciliari, se află mușchii ciliari radiari și circulari (fig. XVII.1). Cînd mușchii radiari se contractă, inserția ligamentului este împinsă înainte, diminuînd tensiunea exercitată asupra cristalinului. Fibrele circulare, prin contracție micșorează diametrul cercului de fixare a ligamentelor, ceea ce determină scăderea tracțiunii exercitate asupra cristalinului. Deci, prin contracția maximă a mușchilor ciliari (m. netezi), puterea de refracție crește la maximum. Mușchii ciliari sînt controlați de fibrele parasimpatice atașate nervului III, care determină efect excitator.

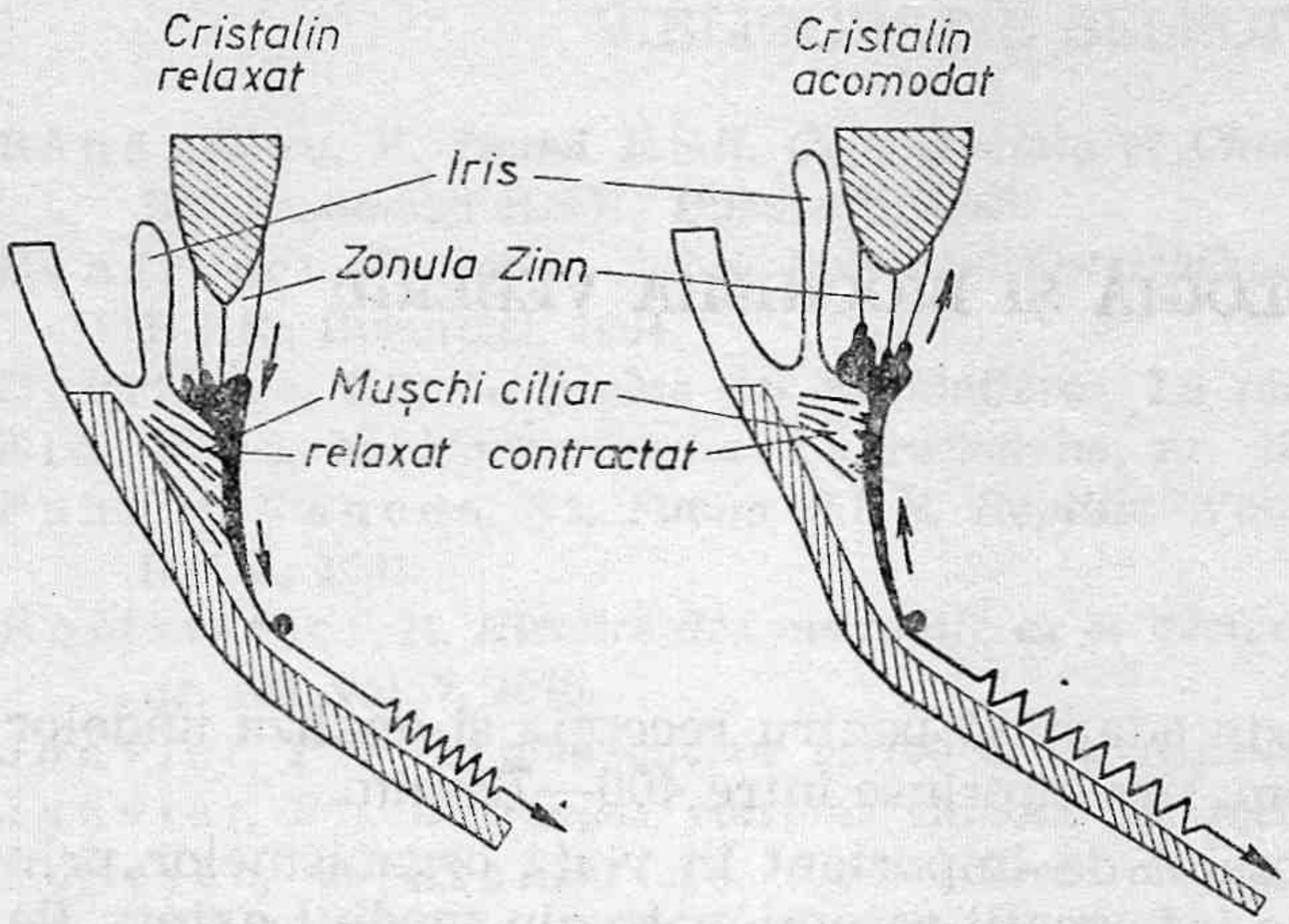


Fig. XXVII.1. *Acomodarea cristalinului.*
În partea dreaptă — mușchii ciliari sînt contractați, determinînd o diminuare a tensiunii exercitate de coroidă asupra cristalinului. Ca urmare, cristalinul se bombează (acomodarea la aproape). *În partea stîngă* — tensiunea exercitată de coroidă e mărită, iar cristalinul se aplatizează (acomodarea la distanță) (din Schmidt).

Axele vizuale și diametrul pupilar în timpul acomodării. Actul complet al acomodării cuprinde, pe lîngă creșterea convexității feței anterioare a cristalinului și convergența ochiului cît și micșorarea pupilei. Prin micșorarea diametrului pupilei se reduce aberația de sfericitate și aberația cromatică (fig. XXVII.2 ; fig. XXVII.3), scade cantitatea de lumină care pătrunde în ochi (lumina care provine de la obiectele apropiate este relativ mai puternică) și în sfîrșit crește profunzimea focarului. Prin *profunzimea focarului* se înțelege distanța cea mai mare de-a lungul căreia poate fi deplasat un spot luminos, a cărui imagine să rămînă clară.

Scara acomodării. Punctul cel mai apropiat de ochi, la care un obiect poate fi văzut clar, se numește *punctum proximum,* iar punctul cel mai depărtat la care mai este necesară acomodarea, se numește *punctum remotum.* Pentru un ochi normal (emetrop), punctum remotum se găsește la o distanță de 6 m (distanță la care razele pătrund în ochi paralel, ca și de la un obiect aflat la infinit), iar punctum proximum — între 7 și 40 cm în raport cu vîrsta. Diferența distanțelor dintre punctum proximum și remotum, formează *scara acomodării.* Odată cu înaintarea în vîrstă, punctul proxim se depărtează treptat, iar la 60 de ani, un obiect trebuie să

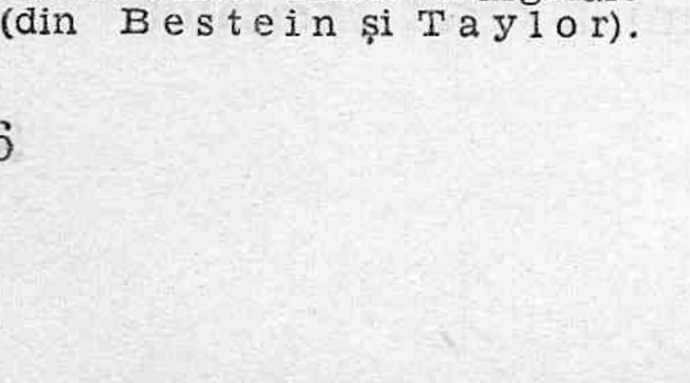


Fig. XXVII.2. *Aberația de sfericitate.*
Puterea de refracție a cristalinului crește spre periferie, încît razele nu focalizează într-un singur punct :
razele marginale focalizează în *1,* iar razele centrale în *2.* Irisul înlătură razele marginale (din Bestein și Taylor).

Fig. XXVII.3. *Aberația cromatică.* Puterea de refracție a cristalinului diferă în funcție de lungimea de undă a luminii monocromatice, ce străbate marginea cristalinului. Razele ce trec prin centrul lentilei sînt mai puțin afectate. Diminuînd razele periferice, irisul înlătură aberația cromatică (din Guyton).

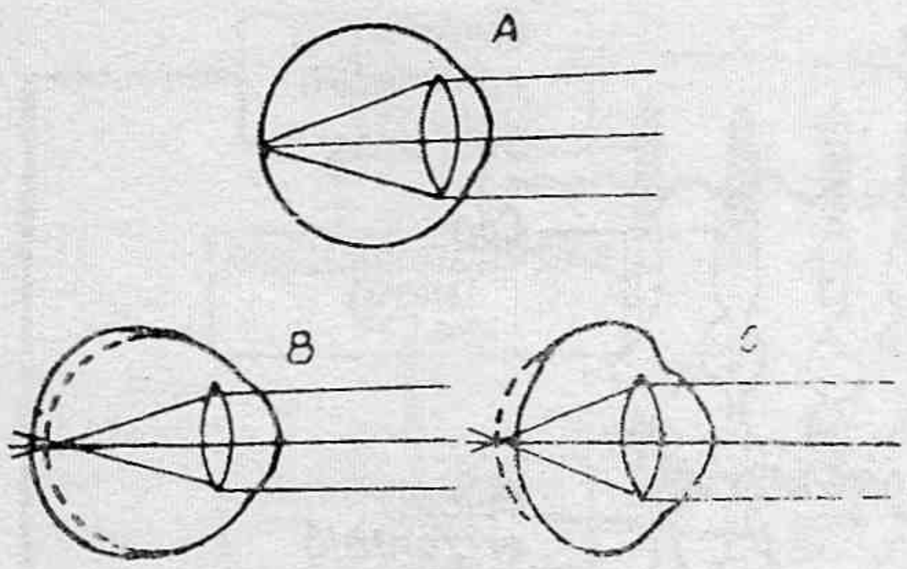


Fig. XXVII.4. *Anomalii de refracție* (B, C) :
A — emetropia; *B* — miopia cauzată de creșterea puterii de refracție a sistemului dioptric sau de alungirea globului ocular ; *C* — hipermetropia cauzată de scăderea puterii de refracție sau de scurtarea axului antero-posterior al ochiului (din Best și Taylor).

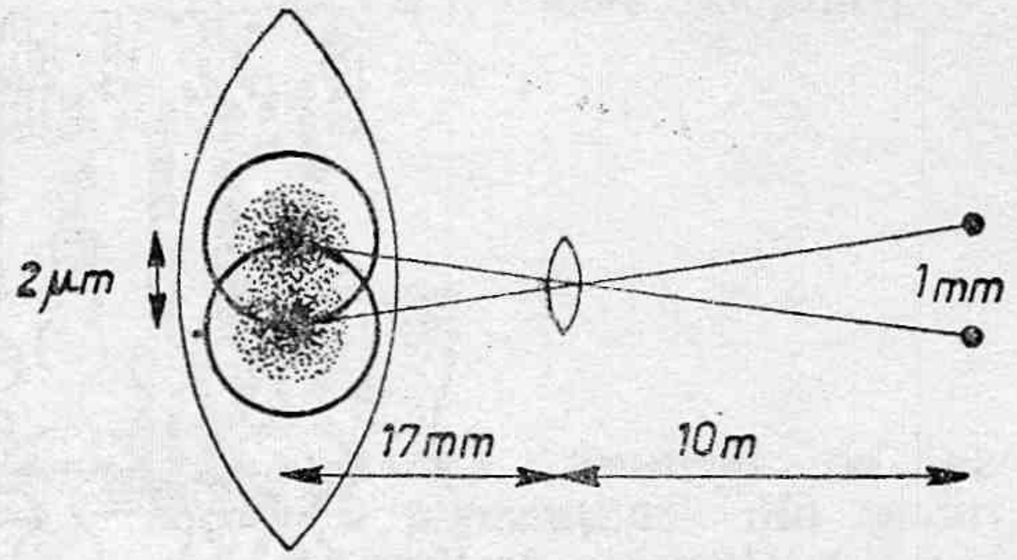


Fig. XXVII.5. *Acuitatea vizuală.* (Din Guyton).

fie la distanța de 1 m pentru a fi clar focalizat pe retină. Presbiția sau *presbiopia* este termenul dat reducerii progresive a amplitudinii de acomodare. Cristalinul la 50 ani reduce puterea de acomodare la 2 D, iar la 70 ani — la 0,5 D față de 10 D cît este la vîrsta de 10 ani. Ca urmare, pentru a fi văzute clar atît obiectele apropiate, cît și cele depărtate, se cer ochelari adecvați fiecărei situații în parte.

Anomalii de refracție ale ochiului. Se consideră un ochi normal sau *emetrop* acel ochi, care, primind raze paralele venite de la infinit, formează, fără acomodare, imaginea pe retină. Cînd imaginea se formează în fața sau în spatele retinei avem de-a face cu un ochi *miop* și respectiv *hipermetrop* (fig. XXVII.4).

Astigmatismul este un defect de refracție determinat, de o neregularitate a curburii corneei pe toate meridianele *(astigmatism de curbură)* sau de inegalitatea indicelui de refringență între diferite porțiuni ale cristalinului *(astigmatism de indice).*

Acuitatea vizuală sau puterea de rezoluție a ochiului (minimum separabil), este capacitatea de a distinge separat imaginile a două puncte situate foarte aproape unul de altul. Teoretic, pentru a putea fi percepute separat două puncte luminoase, ele trebuie să formeze cîte o imagine pe elemente receptoare separate. Diametrul mediu al celulei cu con de la nivelul foveei, este de circa 1,5 μm. Un punct luminos aflat la distanță de ochi, datorită imperfecțiunilor sistemului de lentile, formează o imagine pe retină sub forma unei pete, avînd un diametru de circa 11 μm, care prezintă o zonă centrală luminoasă, înconjurată de o zonă mai umbrită. Pentru a putea fi percepute separat, distanțele dintre zonele centrale trebuie să fie de minimum 2 μm. Aceasta se realizează cînd unghiul vizual este de un minut. Maximum acuității este de 26 secunde. Acuitatea depinde de luminozitatea obiectului (relația direct proporțională) și de zona retinei, pe care se formează imaginea ; acuitatea maximă se află în zona foveei centrale și scade spre periferie (fig. XXVII.5).

Funcția receptoare a retinei. Datorită prezenței conurilor și bastonașelor (fig. XXVII.6) retina reprezintă un *fotoreceptor.* Sub acțiunea energiei luminoase în ea apare și se propagă un influx nervos. La nivelul retinei, un fascicul de lumină determină : a) fenomene retinomotoare ; b) fenomene fotochimice ; c) fenomene bioelectrice.

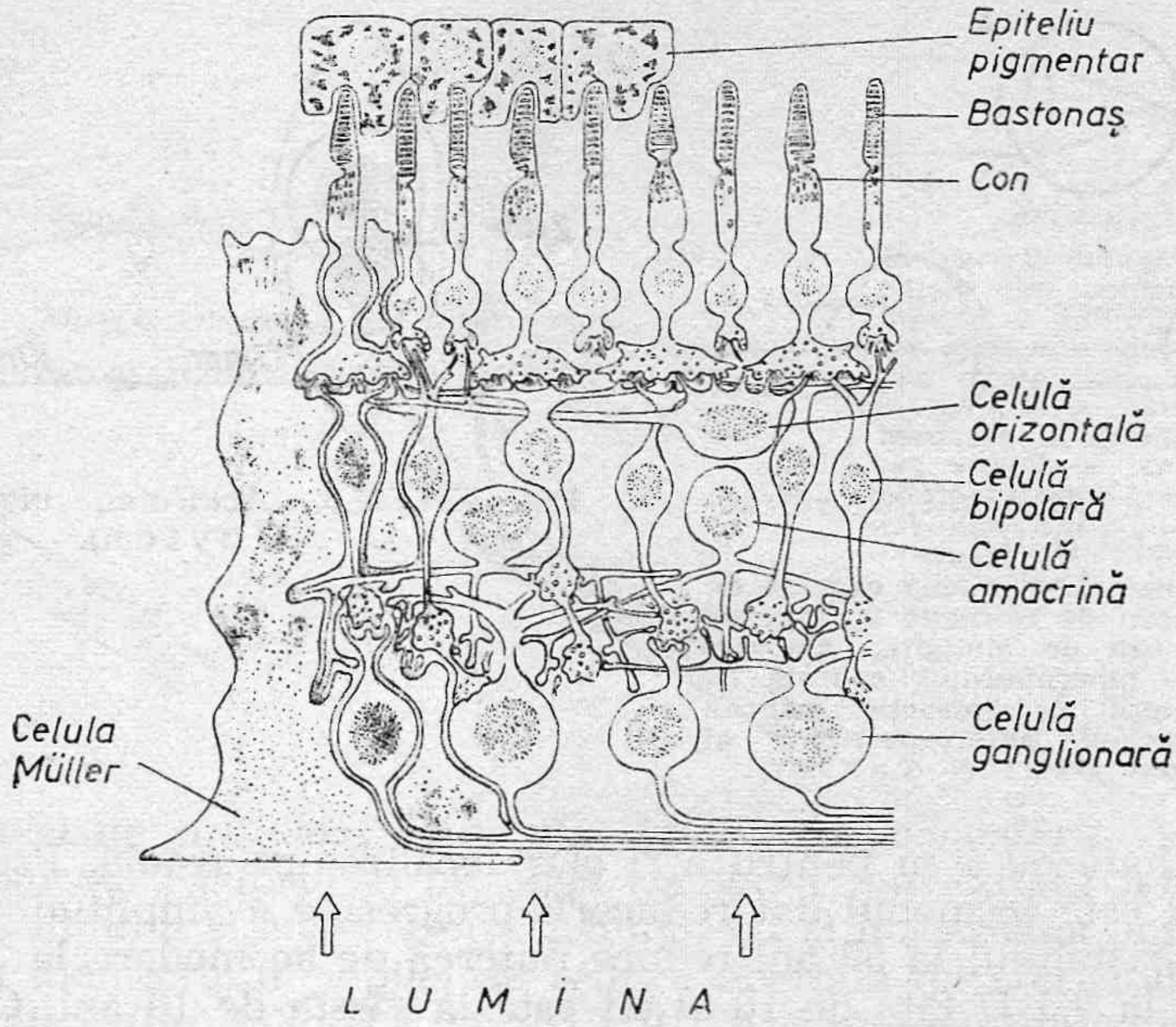


Fig. XXVII.6 — *Structura retinei* (Din Schmidt).

a) *Fenomene retinomotoare* constau în migrarea pigmentului și a elementelor fotoreceptoare sub acțiunea luminii. Se observă mai bine la pești, amfibii și păsări, fiind mult reduse la mamifere. Migrarea pigmentului are rolul de a proteja celulele receptoare de o excitare luminoasă prea puternică. Ea e controlată de sistemul nervos central (S.N.C.). Într-o retină luminată bastonașele pătrund adînc în pătura pigmentară, iar conurile au o mișcare inversă ; la întuneric migrarea se face în sens invers. Migrarea în sens invers a celor două elemente fotoreceptoare, a contribuit la elaborarea teoriei duplicității vederii, conform căreia conurile recepționează lumina diurnă, colorată, iar bastonașele — lumină crepusculară.

b) *Fenomenele fotochimice.* Pigmentul vizual *rodopsina,* este cantonat în segmentul extern al bastonașelor ; el constă dintr-o grupare prostetică-*retinenul* și un complex lipoproteic — *scotopsina.* Absorbția luminii izomerizează retinenul, transformînd configurația cis- în trans- cu formarea lumirodopsinei (fig. XXVII.7). *Lumirodopsina* este instabilă, fiind convertită spontan în *metarodopsină,* care va fi hidrolizată în *retinen trans* și *scotopsină ;* aceste ultime secvențe coincid cu decolorarea pigmentului. În aceste reacții acțiunea luminii se reduce la izomerizarea retinenului din forma cis- în forma trans-, toate celelalte reacții, care sînt exergonice, se continuă spontan în condițiile normale din organism. Cînd lumina nu mai acționează, are loc regenerarea rodopsinei, care urmează o cale inversă. Prima etapă a resintezei rodopsinei constă în conversiunea retinenului în forma 11-cis, care are loc la întuneric sub acțiunea retinenizomerazei. Combinarea 11-cis retinenului cu scotopsina, în vederea refacerii rodopsinei, are loc spontan, procesul fiind exergonic. Majoritatea 11-cis retinenului este resintetizată prin oxidarea 11-cis vitaminei A, ce provine din forma trans a vitaminei A. Cînd toată scotopsina prezentă

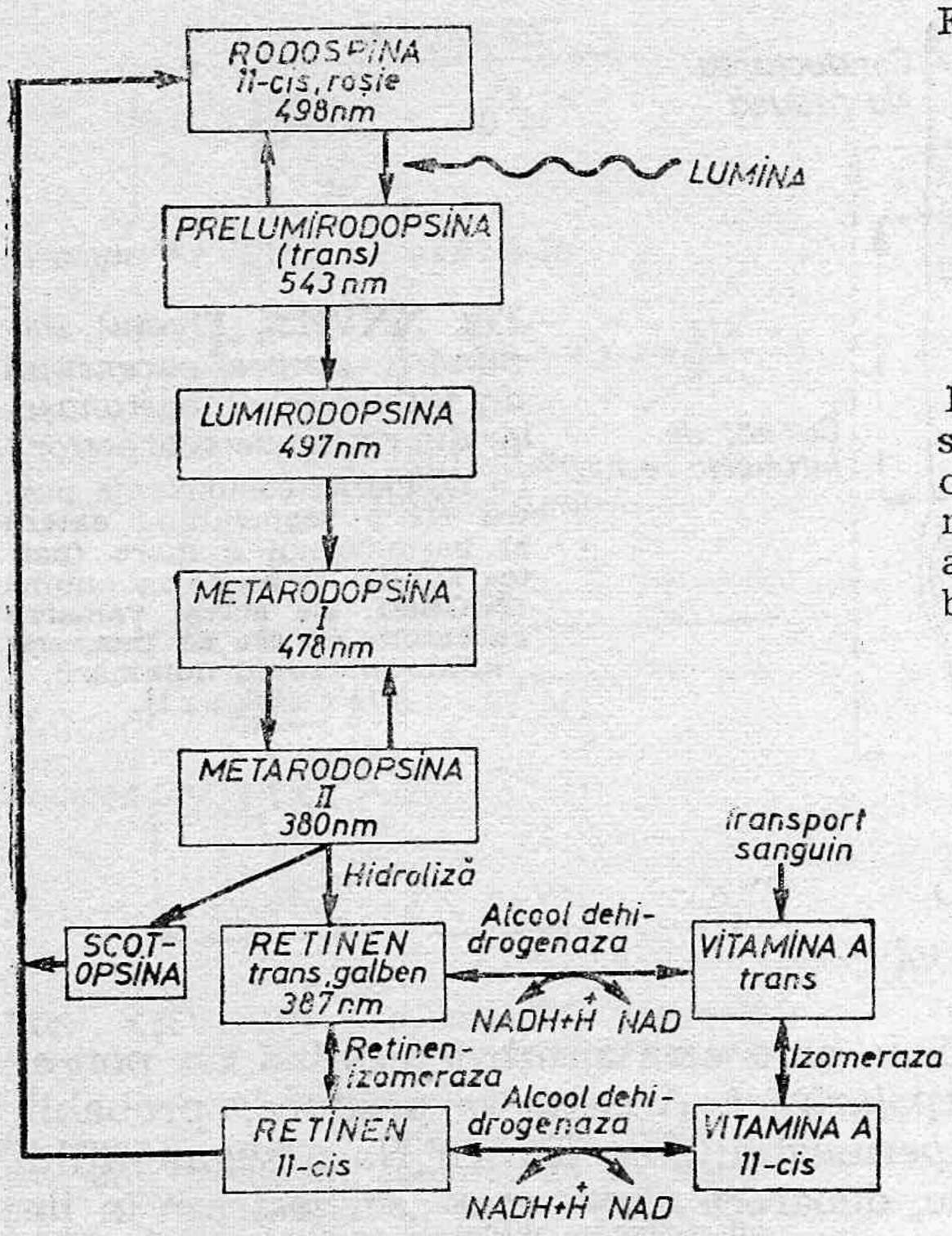


Fig. XXVII.7. *Ciclul rodopsinei.*

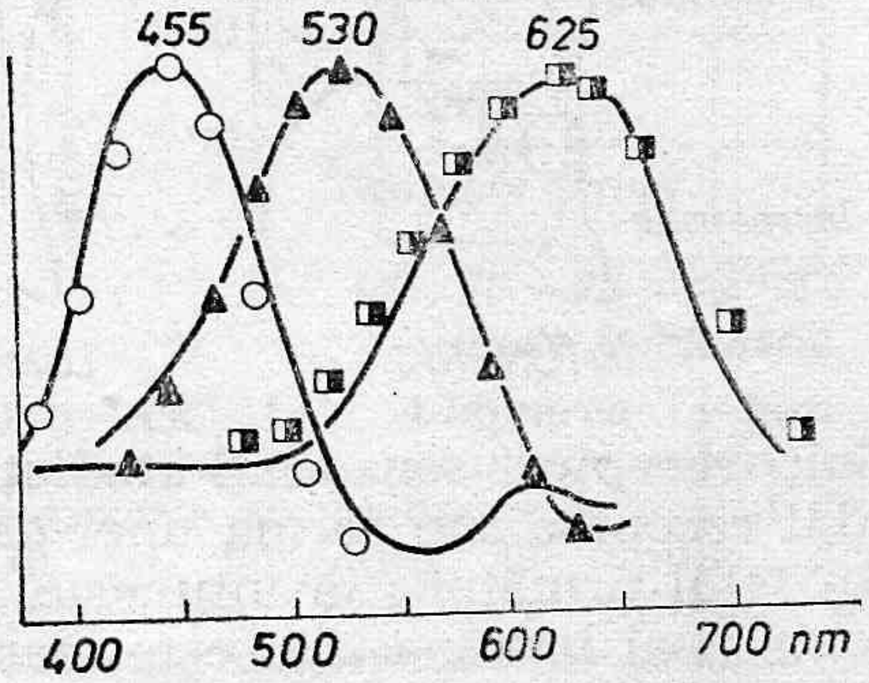


Fig. XXVII.8. Spectrul de absorbție a pigmenților din conuri, care evidențiază existența a 3 pigmenți diferiți, al căror maxim de absorbție corespunde culorilor albastru, verde și, respectiv, roșu. (După M a r k s).

s-a recombinat cu retinenul, nu se mai produce reacția de oxidare a vitaminei A ; reacția este, deci, limitată de disponibilitatea scotopsinei. Cînd vitamina A lipsește, rodopsina consumată nu se mai poate reface și vederea crepusculară nu mai este posibilă. Apare starea nefiziologică numită *hemeralopie*. Vitamina A este depozitată în ficat și în stratul pigmentar al retinei.

Retinenul acționează în calitate de grupare prostetică și la cele 3 tipuri de pigmenți descoperiți în conuri, diferența dintre rodopsina bastonașelor și pigmentul conurilor fiind dată de fracțiunea proteică, numită *fotopsina*. Catabolismul și sinteza pigmenților din conuri par a fi, în general, identice cu ale rodopsinei ; ușurința cu care acești pigmenți sînt izomerizați de lumină este comparabilă cu aceea a rodopsinei, dar viteza de regenerare este de 3—4 ori mai lentă decît în bastonașe. În conuri au fost evidențiați 3 fotopigmenți : *eritrolabul*, sensibil pentru roșu, *cianolabul*, sensibil pentru albastru și *clorolabul* pentru verde. Existența celor 3 tipuri de pigmenți a fost demonstrată prin tehnica microelectrozilor, prin care s-a dovedit prezența unor conuri din retină, ce generează potențiale de acțiune în celulele ganglionare numai la una din cele 3 culori amintite. De asemenea, pe baza măsurării spectrului de absorbție, s-a constatat existența a 3 pigmenți din conuri diferite, avînd maximum de absorbție la 455 nm, 530 și, respectiv 625 nm, ceea ce corespunde albastrului, verdelui și respectiv roșului (fig. XXVII.8). Prezența a 3 tipuri diferite de pigmenți în conuri diferite, ajută la înțelegerea modului cum se realizează vederea colorată.

Fenomenele fotoelectrice. În conurile și bastonașele vertebratelor apare sub acțiunea luminii, un *potențial receptor* sub forma unei *hiperpolarizări*, spre deosebire de fotoreceptorii de la *Limulus* sau de toți cei-

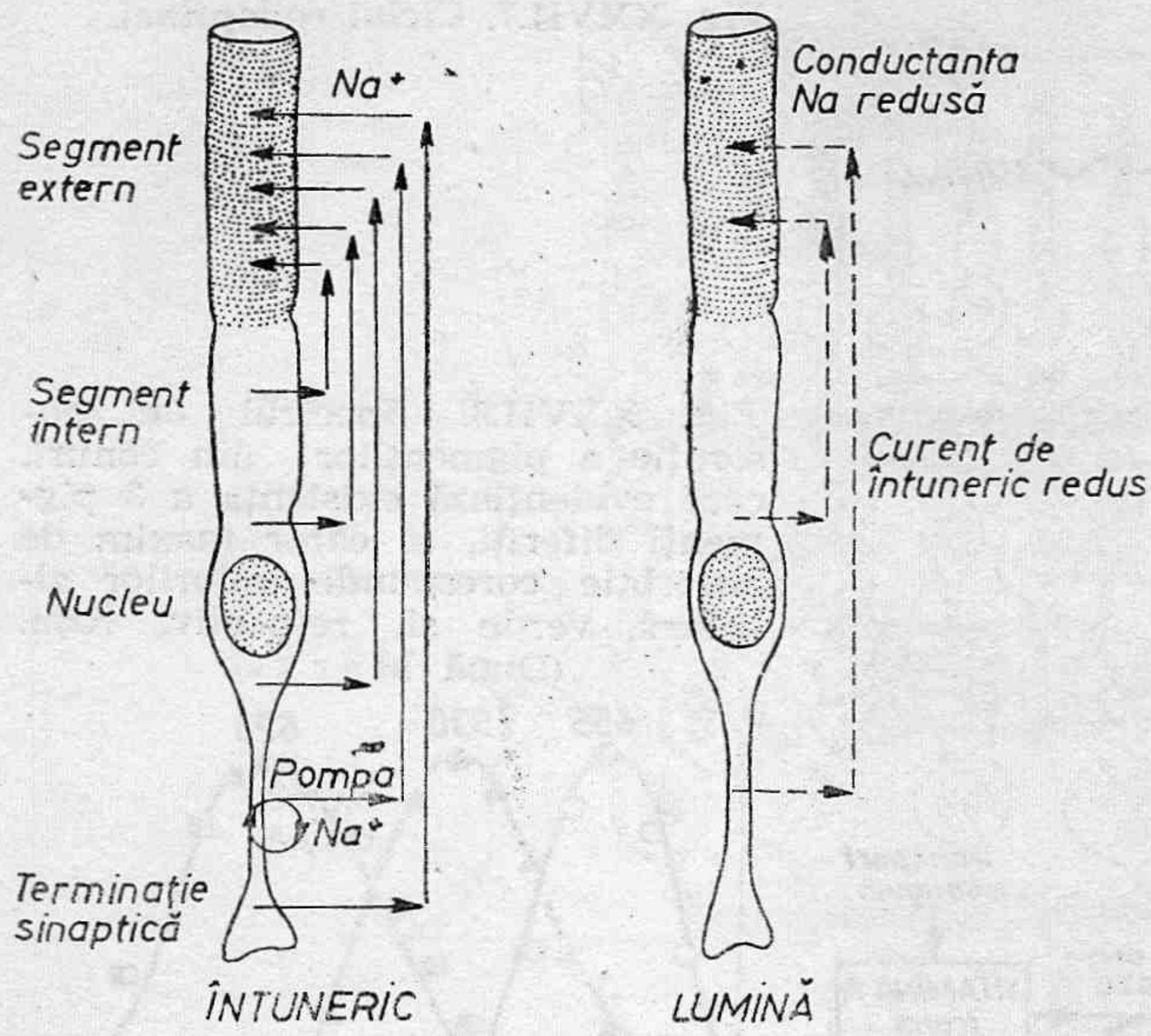


Fig. XXVII.9. *Efectul iluminării asupra curentului de întuneric al bastonașelor din retina vertebratelor :*
La întuneric, conductanța pentru Na a segmentului extern al bastonașului e mare (partea stîngă) și scade la lumină (dreapta). De aceea, valoarea curentului de Na de întuneric scade în timpul iluminării. (din Eckert).

lalți receptori senzoriali studiați, la care excitantul determină un potențial receptor sub forma unei *depolarizări*. Aceasta se produce, probabil, în felul următor : la întuneric, permeabilitatea pentru Na a segmentului extern al bastonașului este mare, deoarece Ca^{++} este „sechestrat" în interiorul discului segmentului extern (care funcționează analog reticulului sarcoplasmatic), menținînd „porțile" deschise pentru Na. În urma stimulului luminos, se produce o modificare conformațională a rodopsinei, care permite scurgerea Ca^{++} în citoplasma receptorului sau chiar în spațiul extracelular, care va închide „porțile" pentru Na și va bloca curentul de Na de întuneric la nivelul segmentului extern al bastonașului. În acest timp pompa de Na de pe segmentul intern al bastonașului continuă să expulzeze Na, în timp ce intrarea lui în segmentul extern este împiedicată, ceea ce determină hiperpolarizarea (fig. XXVII.9 ; XXVII.10). Ipoteza este susținută de faptul că, aplicarea locală a Ca^{++} sau a unor substanțe (teofilina, cofeina), care eliberează Ca^{++} sechestrat, imită efectul luminii, determinînd hiperpolarizarea celulelor fotoreceptoare. La întuneric, Ca^{++} este pompat din citoplasmă în discurile bastonașelor, ceea ce determină deschiderea porților pentru Na și apariția curentului de Na de întuneric.

Celulele fotoreceptoare determină hiperpolarizarea și a celulelor bipolare, cu care sinapsează, prin reducerea eliberării mediatorului excitator ; la întuneric, mediatorul este eliberat continuu din celula receptoare. Potențialul de acțiune va apare tocmai la nivelul celulelor ganglionare (v. fig. XXVII.16).

Reglarea sensibilității retinei. Adaptarea la lumină și întuneric.

Sensibilitatea bastonașelor este proporțională cu antilogaritmul concentrației rodopsinei, relația menținîndu-se valabilă și în cazul conurilor. Cu alte cuvinte, scăderi mici ale concentrației rodopsinei, reduc foarte mult sensibilitatea bastonașelor. De exemplu, o scădere a concentrației cu 0,6% micșorează sensibilitatea de 6 000 ori.

Adaptarea la întuneric. Adaptarea la întuneric este însoțită de următoarele modificări : dilatarea pupilei, creșterea sensibilității retinei, regenerarea rodopsinei, unele modificări structurale ale retinei și o depla-

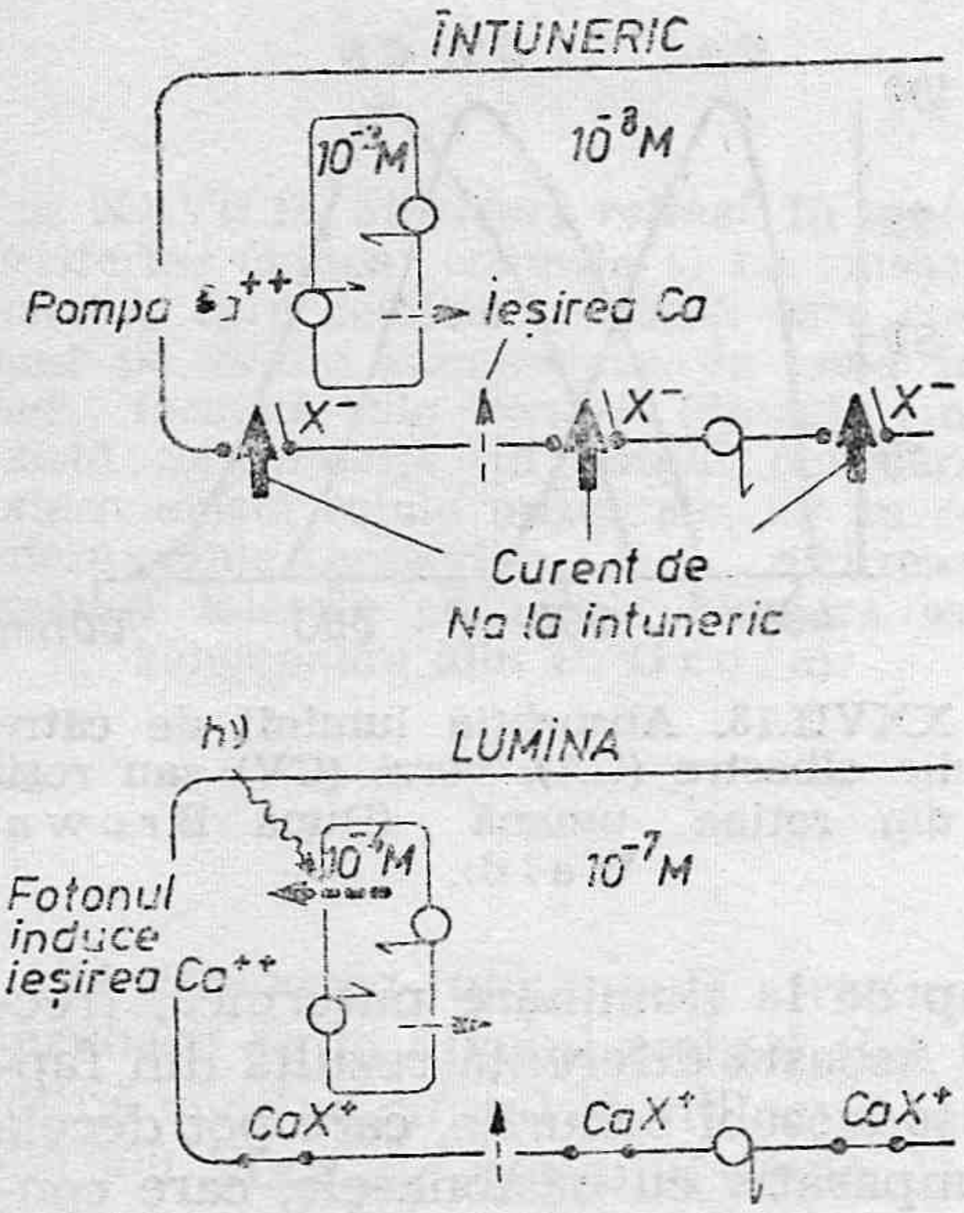


Fig. XXVII.10. *Mecanismul scăderii conductanței Na+ din segmentul extern al bastonașelor.*

La întuneric, Ca++, fiind „sechestrați" în interiorul discurilor, curentul de Na curge prin „porțile" deschise (X^-) generînd curentul de Na. *Lumina* deschide canalele de Ca, iar Ca++ ieșiți din discuri închid „porțile" de Na de pe suprafața membranei și opresc curentul de Na^+ de întuneric. Cifrele indică concentrația Ca++ (după H a g i n s).

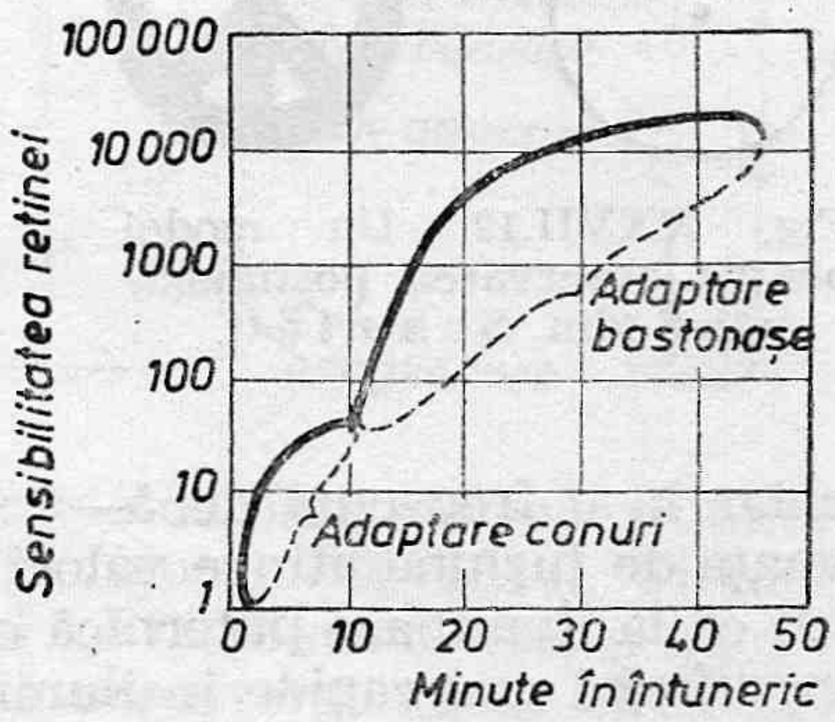


Fig. XXVII.11. *Adaptarea la întuneric.* După un minut de ședere la întuneric, sensibilitatea a crescut de 10 ori, iar după 40 minute, de 25 000 ori. Porțiunea inițială a curbei e determinată de adaptarea conurilor, ce se adaptează rapid, în timp ce bastonașele continuă adaptarea timp îndelungat. Deci, vederea scotopică se realizează cu ajutorul bastonașelor (din G u y t o n).

sare a reacției de la acid spre alcalin. Diametrul pupilei poate ajunge de la circa 3 mm la 9 mm, ceea ce determină creșterea cantității de lumină ce pătrunde în ochi (fig. XXVII.11).

Adaptarea la lumină. Ochiul adaptat la întuneric este „orbit" chiar de o lumină slabă, dar în 15—60 secunde se produce adaptarea. În perioada adaptării la lumină se produc fenomene inverse celor petrecute la întuneric. Dacă luăm în considerare limitele extreme ale adaptării la lumină și întuneric, se constată că sensibilitatea retinei se poate modifica de 500 000—1 000 000 ori.

Postimagini negative. Dacă privim un timp mai îndelungat o imagine, porțiunile luminoase ale imaginii determină adaptarea retinei la lumină, în timp ce zonele întunecoase cauzează o adaptare la întuneric. Dacă după circa 30 s, întoarcem privirea spre punctul negru din figura XXVII.12 stînga, vom revedea imaginea văzută anterior, dar zonele luminoase ne apar închise și invers. Fenomenul se numește *postimagine* și se datorește adaptării naturale a retinei la lumină și întuneric.

Pragul critic al frecvenței de fuziune al stimulilor. Procesele fotochimice retiniene au un grad de inerție, astfel că imaginea formată pe retină persistă 1/10 s. Din această cauză, licăririle succesive ale luminii, pot fi fuzionate, dînd senzația de continuitate (principiu pe care se bazează televiziunea și cinematografia). Frecvența minimă, la care apare senzația de continuitate, se numește *pragul de fuziune al stimulilor.* El depinde de intensitatea luminoasă. La intensități mici apare fuziunea stimulilor

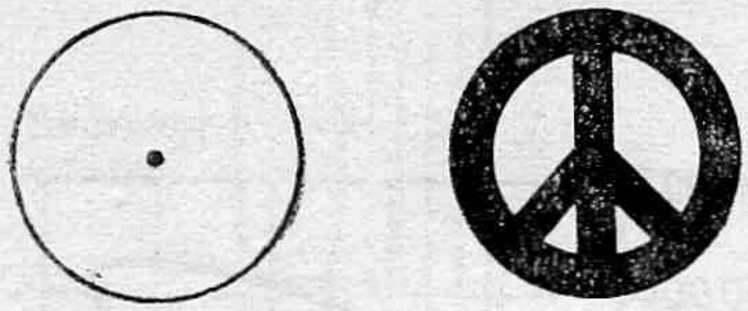


Fig. XXVII.12. Un model pentru observarea postimaginilor (din Schmidt).

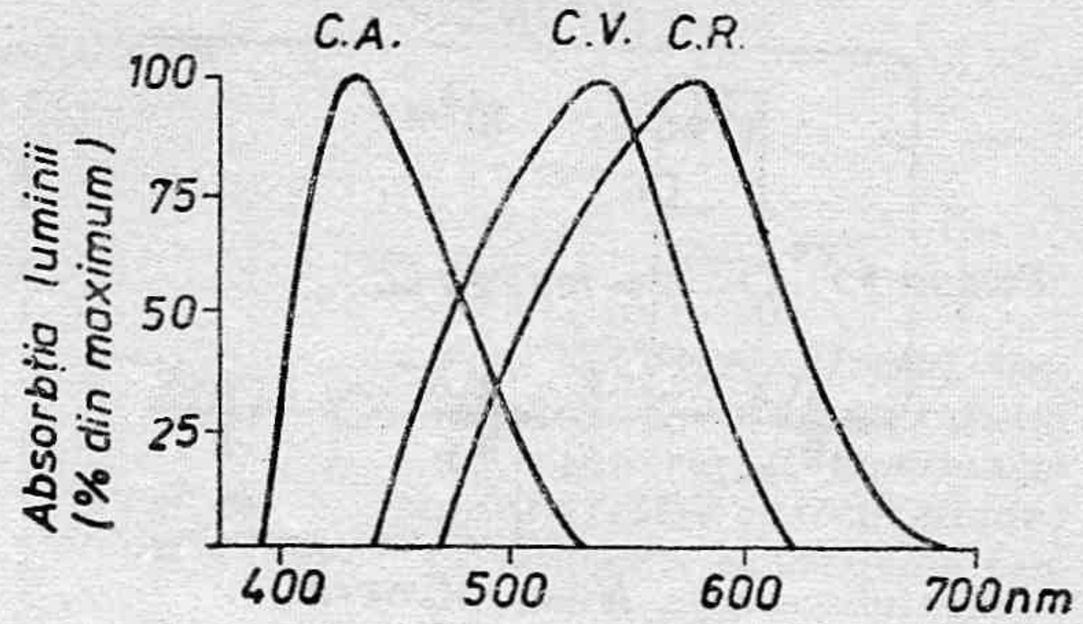


Fig. XXVII.13. Absorbția luminii de către conurile albastre (CA), verzi (CV) sau roșii (CR) din retina umană (După Brown Wald).

chiar la o frecvență de 5—6/s, în timp ce la iluminare puternică, frecvența de fuziune atinge valori de 60/s. Această diferență rezultă din faptul că la iluminare puternică operează îndeosebi conurile, care pot decela modificări mai rapide în iluminare, comparativ cu bastonașele, care constituie receptorii de bază în vederea nocturnă.

Vederea colorată. Au fost propuse mai multe teorii în vederea explicării mecanismului vederii colorate. Toate se bazează pe constatarea că ochiul uman poate detecta aproape orice nuanță de culoare, dacă se amestecă în proporții adecvate culorile primare (roșu, verde și albastru).

Teoria tricromatică a lui Young-Helmholtz susține existența la nivelul retinei a 3 tipuri de conuri, fiecare conținînd o substanță fotochimică asupra căreia acționează razele uneia sau alteia din culorile primare. Ulterior acestei teorii au fost aduse dovezi experimentale. O celulă fotoreceptoare va fi excitată de o anumită lungime de undă a luminii monocromatice, în funcție de eficiența cu care pigmentul absoarbe această lungime de undă. După cum se vede în figura XXVII.13, culoarea roșie cu lungimea de undă de 610 nm excită în cel mai mare grad conurile pentru roșu (75% din absorbția maximă), dar excită și conurile pentru culoarea verde, însă într-un grad de numai 13%, iar conurile pentru albastru nu sînt excitate (0%). Deci, raportul de excitare a celor 3 tipuri de conuri a fost de 75 : 13 : 0. SNC interpretează acest set de excitare ca o senzație de roșu. Senzația de verde se obține cînd raporturile de excitare sînt de 50 : 85 : 15. Senzația de oranj-galben se capătă atunci cînd conurile respective sînt excitate într-un raport de 100 : 50 : 0. Dacă cele 3 tipuri de conuri sînt excitate în același grad, apare senzația de culoare albă.

Dacă asupra unui ochi acționează o lumină monocromatică roșie, iar asupra celuilalt, o lumină verde, obiectul perceput ne apare colorat în galben. Totuși, senzația de culoare, pe care o obținem în acest mod, nu e atît de clară ca atunci cînd aceleași lungimi de undă acționează simultan asupra aceleiași retine. Aceasta ne demonstrează că analiza culorilor se efectuează atît în porțiunea periferică, cît și în celelalte segmente ale analizatorului.

Lipsa unuia sau a tuturor pigmenților, cu ajutorul cărora se realizează vederea colorată, determină anomalii de vedere cromatică. Lipsa conurilor pentru roșu determină *protanopia*; lipsa conurilor pentru verde cauzează *deuteranopia*, iar a conurilor pentru albastru — *tritanopia*. *Acromatopsia* se caracterizează prin lipsa totală a vederii cromatice.

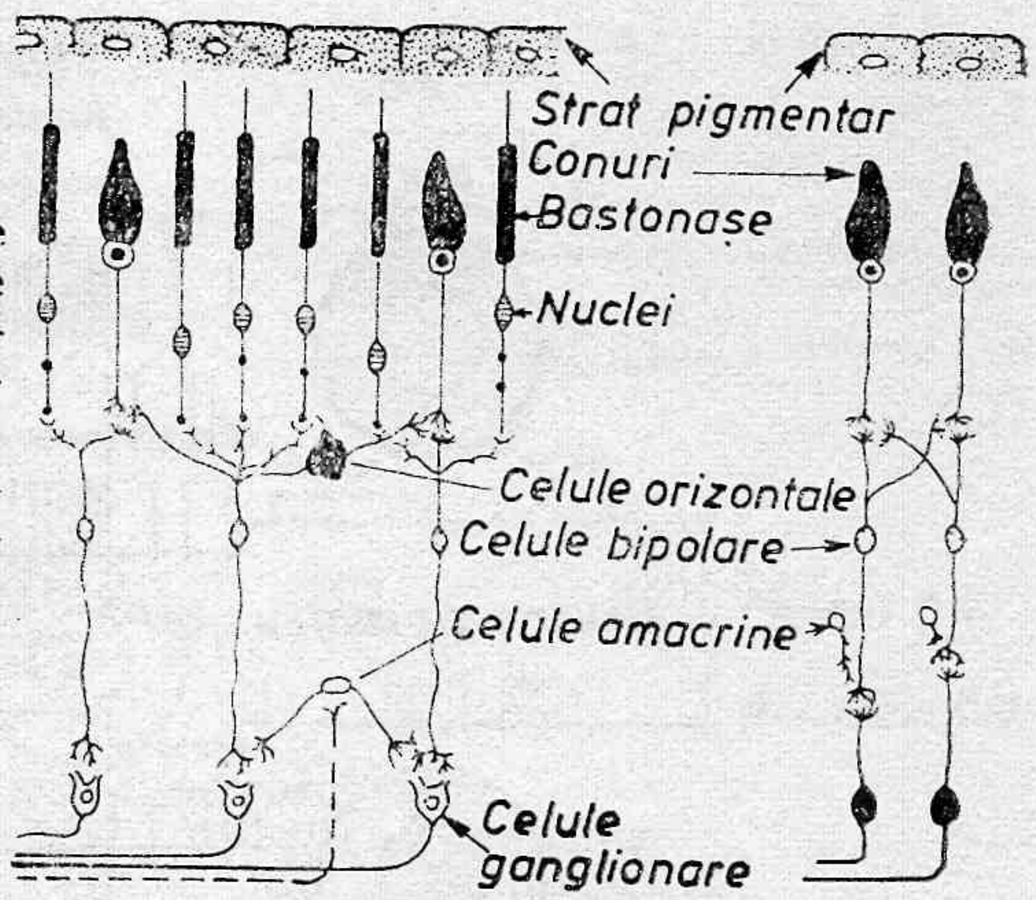


Fig. XXVII.14. *Structura retinei.* În zonele periferice (stînga) conurile și bastonașele converg spre celulele bipolare, care converg pe celule ganglionare. În zona foveei, formată din conuri (dreapta) nu există convergență. În stratul plexiform extern există celule orizontale, iar în cel intern-celule amacrine, care realizează legături laterale cu celule bipolare sau ganglionare (din P. G r o z a).

Organizarea funcțională a retinei. Elementele de bază ale conexiunilor nervoase de la nivelul retinei sînt indicate în figura XXVII.14. Fiecare retină conține circa 125 milioane bastonașe și 5,5 milioane conuri și numai 900 000 fibre ale nervului optic. Deci, există o convergență de circa 140 bastonașe și 6 conuri pe fiecare celulă ganglionară. Cu cît ne apropiem de zona centrală a retinei spre fovee, convergența este tot mai mică, iar conurile și bastonașele devin mai subțiri. Aceste două efecte măresc treptat acuitatea vizuală spre centrul retinei, acuitatea maximă realizîndu-se la nivelul foveei centrale, care este formată numai din conuri.

Retina periferică diferă de retina din zona centrală și prin aceea că, prima este mult mai sensibilă la lumina slabă, fenomen determinat de sumarea spațială a impulsurilor (în zonele cele mai periferice converg spre aceeași fibră a nervului optic cca 600 bastonașe). În plus, bastonașele se pare că sînt mai sensibile comparativ cu conurile.

Neurofiziologia celulelor ganglionare. Totalitatea celulelor receptoare, bipolare, orizontale și amacrine, care sînt în conexiune directă sau indirectă cu o celulă ganglionară, formează *cîmpul receptor* (CR) al celulei ganglionare. La nivelul retinei, CR au o dispoziție circulară, prezentînd un centru și o zonă periferică cu acțiune antagonică. Există CR, ale căror zone centrale determină prin excitare, o intensificare a frecvenței de descărcare în celulele ganglionare, deci *CR cu centru „on“*. Iluminarea zonei periferice a unui CR cu centru „on“ provoacă o inhibiție, o scădere a frecvenței potențialelor de acțiune (fig. XXVII.15). Dacă se excită simultan centrul și periferia CR, de regulă răspunsul centrului domină. După întreruperea stimulului se produc fenomene inverse.

CR al neuronilor cu *centru „off“* prezintă, de asemenea, o organizare antagonică ; iluminarea centrului produce inhibiție, iar întreruperea luminii cauzează excitarea celulelor ganglionare, în timp ce excitarea zonei periferice cauzează o activare, iar întreruperea luminii provoacă inhibiția celulelor ganglionare (v. fig. XXVII.15).

Existența CR cu centru „on“ sau „off“ se explică prin existența a două tipuri de celule bipolare, tip A și B (fig. XXVII.16) și a conexiunilor celulelor orizontale. Fotoreceptorul excitat, acționînd direct hiperpolarizează tipul A de celulă bipolară și depolarizează tipul B. Modificările de biopotențial de la nivelul celulei bipolare determină modificări în sens invers ale celulelor ganglionare. Deci, celula ganglionară, inervată de celula bipolară de tip A, se depolarizează prin activare directă, avînd CR de tip

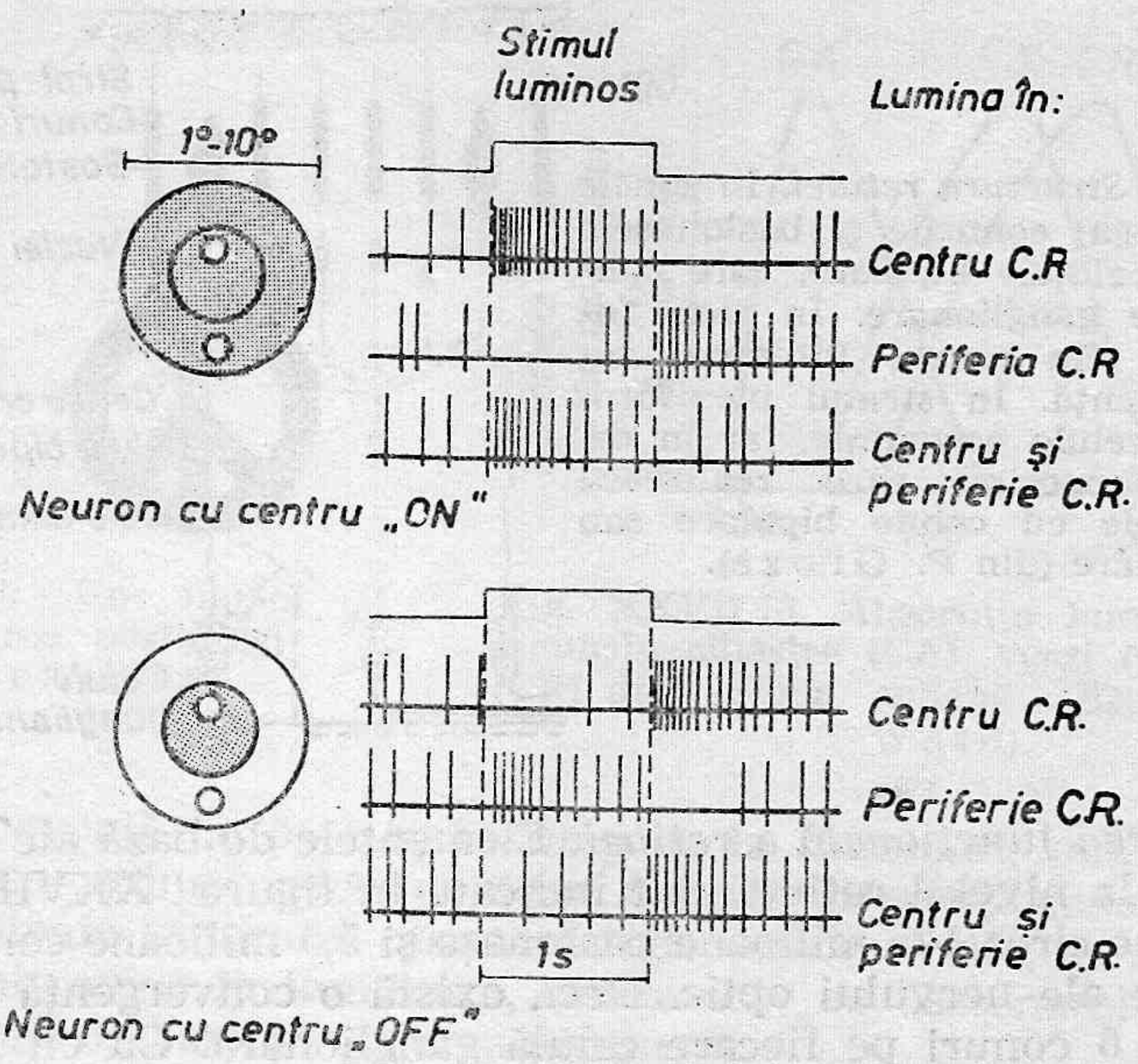


Fig. XXVII.15. *Organizarea funcţională a cîmpului receptor (CR) al celulelor ganglionare din retina mamiferelor.* Pentru analiza felului CR se proiectează un spot de lumină albă în centrul CR, periferia CR sau simultan (din Schmidt).

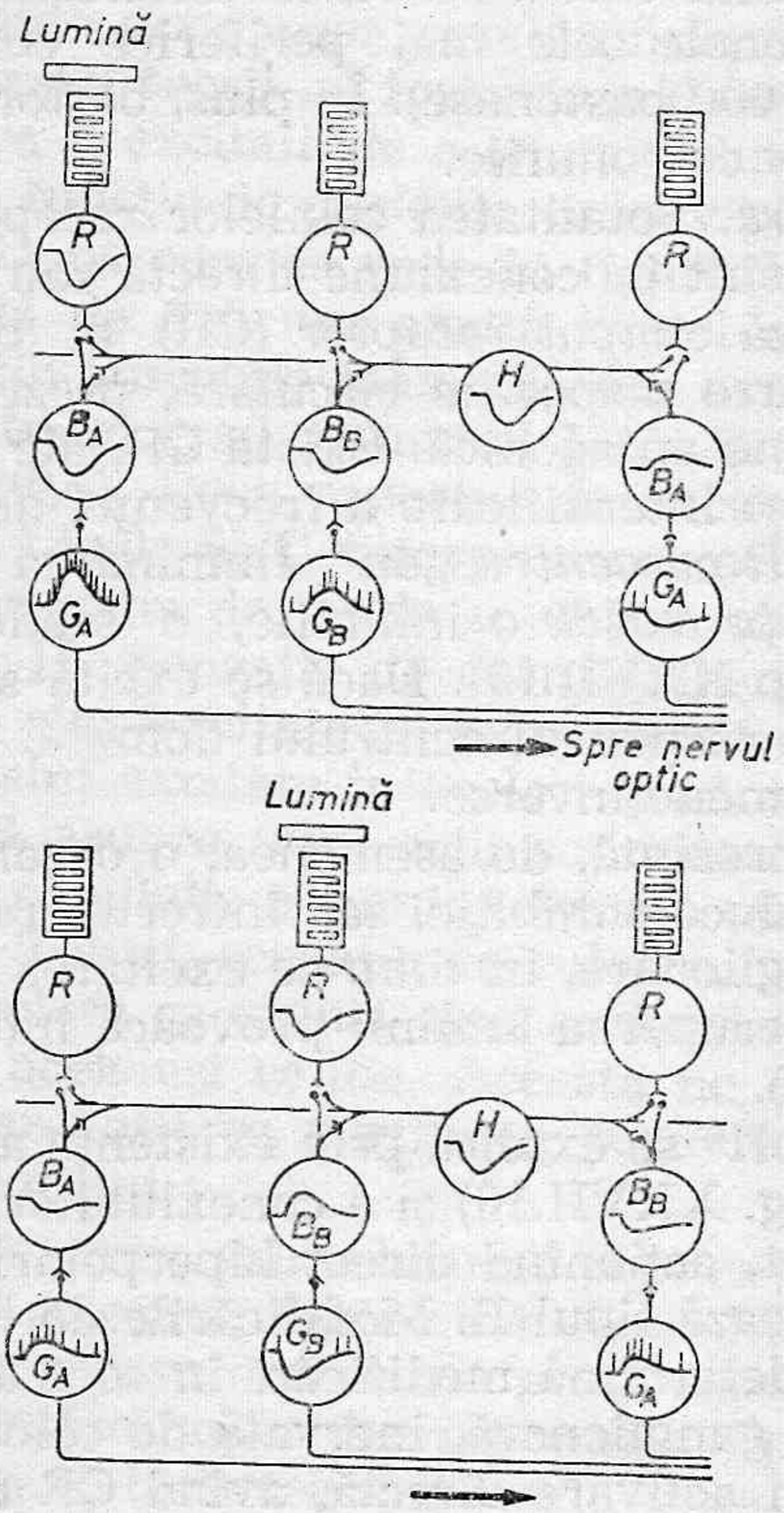


Fig. XXVII.16. *Organizarea retinei responsabilă de existenţa cîmpului receptor (CR) cu centru „On" sau „Off".* Celula bipolară de tip A (B_A) se hiperpolarizează puternic prin activarea directă prin receptor (R) şi slab prin excitaţiile transmise prin celulele orizontale (H). Tipul B de celule bipolare se depolarizează puternic prin excitarea directă prin receptor şi se hiperpolarizează slab prin activitatea celulelor orizontale (din Eckert).

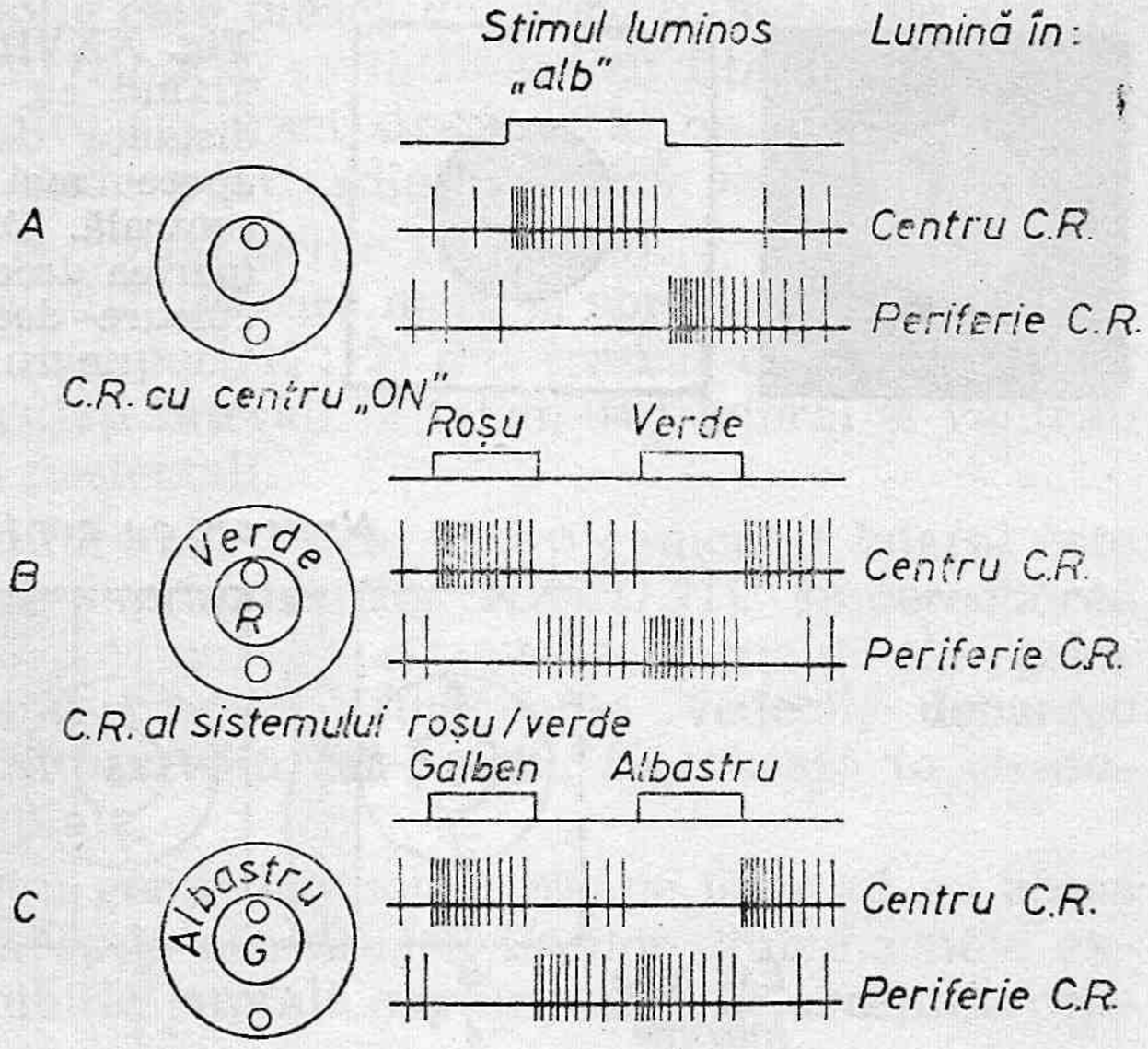


Fig. XXVII.17. *Organizarea cîmpurilor receptoare pentru lumina colorată.*
A — Sistemul lumină/întuneric ; B — lumina roșie proiectată asupra centrului activează celulele ganglionare, iar asupra periferiei provoacă o inhibiție. Lumina verde acționează invers ; C — lumina monocromatică galbenă asupra centrului are efect activator, iar asupra periferiei determină inhibiție. Lumina albastră acționează invers. *R* — lumina roșie; *G* — lumina galbenă (din S c h m i d t).

„on". Celulele ganglionare inervate direct prin tipul B de celule au CR cu centru de tip „off".

Celulele orizontale prezintă multe ramificații laterale, ce sinapsează electrotonic cu celule receptoare și celule bipolare. Modificarea bioelectrică a celulelor orizontale, cauzată de celula receptoare, afectează cele două tipuri de celule bipolare în moduri diferite. Deoarece excitarea directă a celulelor bipolare produce un efect invers față de excitarea prin celulele orizontale, aceasta provoacă o accentuare a contrastului semnalelor vizuale.

În privința reacției celulelor ganglionare la stimuli cromatici, la maimuță au fost găsite cîteva tipuri de CR avînd centru „on" ce reacționează la stimulii monocromatici roșii, iar zona periferică — la stimuli verzi și CR cu centru tot de tip „on" al cărui centru reacționează la lumina galbenă, iar periferia, la lumina albastră. Alături de aceste tipuri de cîmpuri s-au găsit și CR ce reacționează la fel la diferite lungimi de undă din spectrul vizibil, deci CR pentru sistemul lumină/întuneric (fig. XXVII.17).

Neurofiziologia contrastului simultan. Figura XXVII.18 ilustrează contrastul simultan. El poate fi explicat pe baza modului de organizare a CR avînd neuroni cu centru „on" sau „off" (fig. XXVII.19). Din figură rezultă că perceperea subiectivă a gradului de iluminare în procesul contrastului simultan este corelată cu frecvența impulsurilor din neuronii CR cu centru „on".

Reglarea funcției retinei prin fibre centrifuge. Au fost puse în evidență fibre nervoase, care pleacă din diverse zone ale SNC spre retină, unde sinapsează cu celulele amacrine sau ganglionare. Excitarea anumitor regiuni ale SNC poate facilita sau inhiba sensibilitatea anumitor zone retiniene. Acesta ar putea constitui unul din mecanismele prin care reușim să ne concentrăm atenția asupra unui detaliu din cîmpul vizual.

Proiecția retinei în SNC. De la nivelul retinei semnalele sînt conduse prin nervii optici (fig. XXVII.20). La nivelul chiasmei optice are loc în-

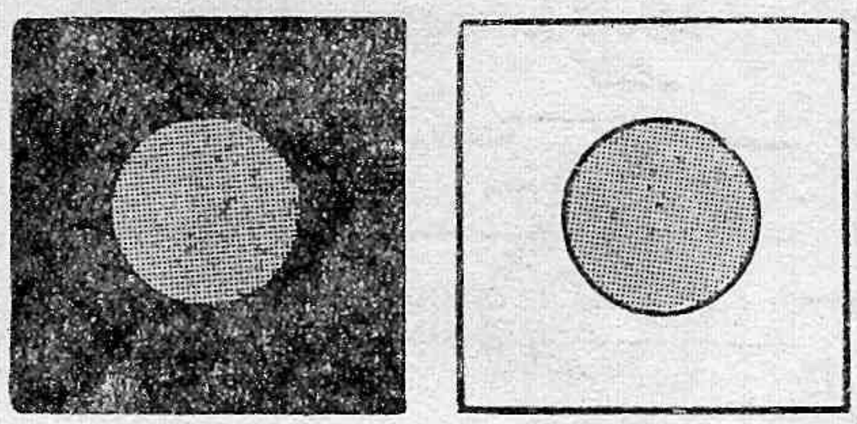


Fig. XXVII.18. *Contrastul simultan.* Fixînd cu privirea discul stîng la distanța de 50 cm, marginea sa apare mai luminoasă decît zona centrală. Discul de pe fondul alb (partea dreaptă) apare mai închis la culoare decît discul de pe fondul negru (din Schmidt).

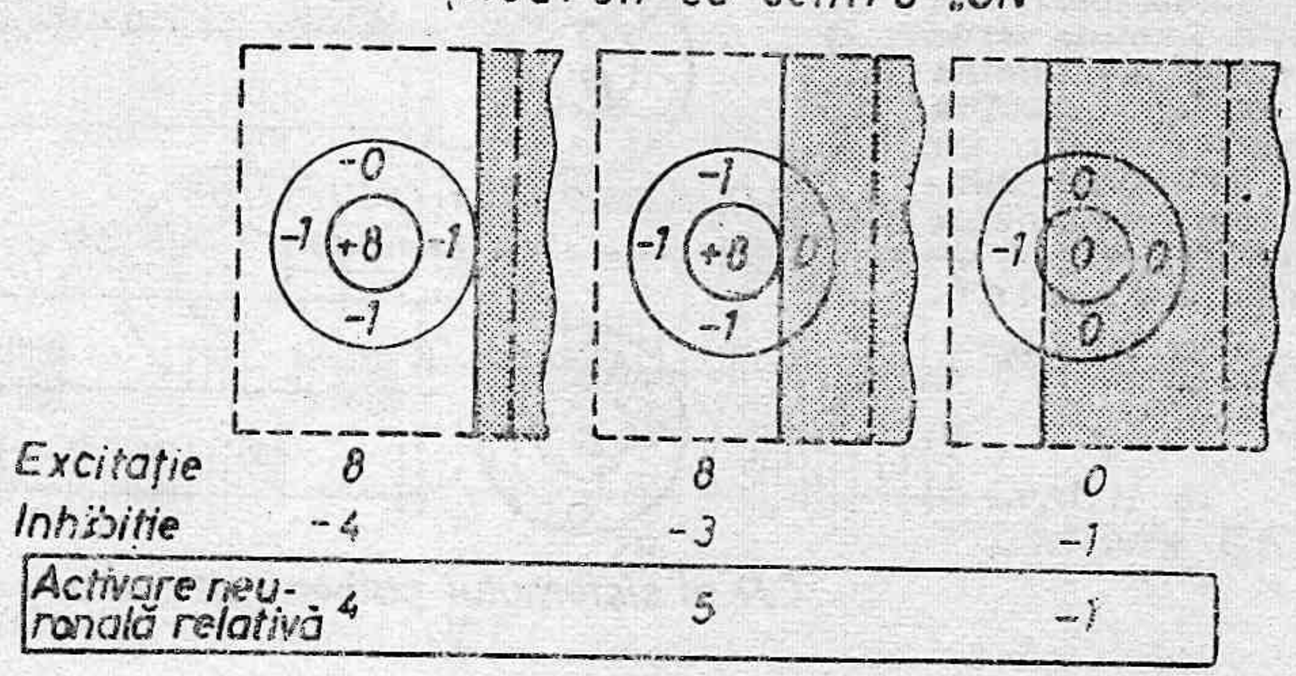


Fig. XXVII.19. Modificarea răspunsului celulei ganglionare cu cîmp receptor (CR) de tip „On" la deplasarea graniței lumină/întuneric de-a lungul CR. Numerele din figură indică nivelul relativ de excitare sau inhibare. În stînga atît centrul cît și periferia sînt iluminate uniform, iar excitarea netă=4. La mijloc, apare o diminuare a inhibiției, excitarea netă fiind maximă (egală cu 5). În dreapta, se stimulează o zonă redusă din aria inhibitorie, iar centrul CR e întunecat. Rezultanta reprezintă o inhibiție a activității spontane a celulei ganglionare (din Schmidt).

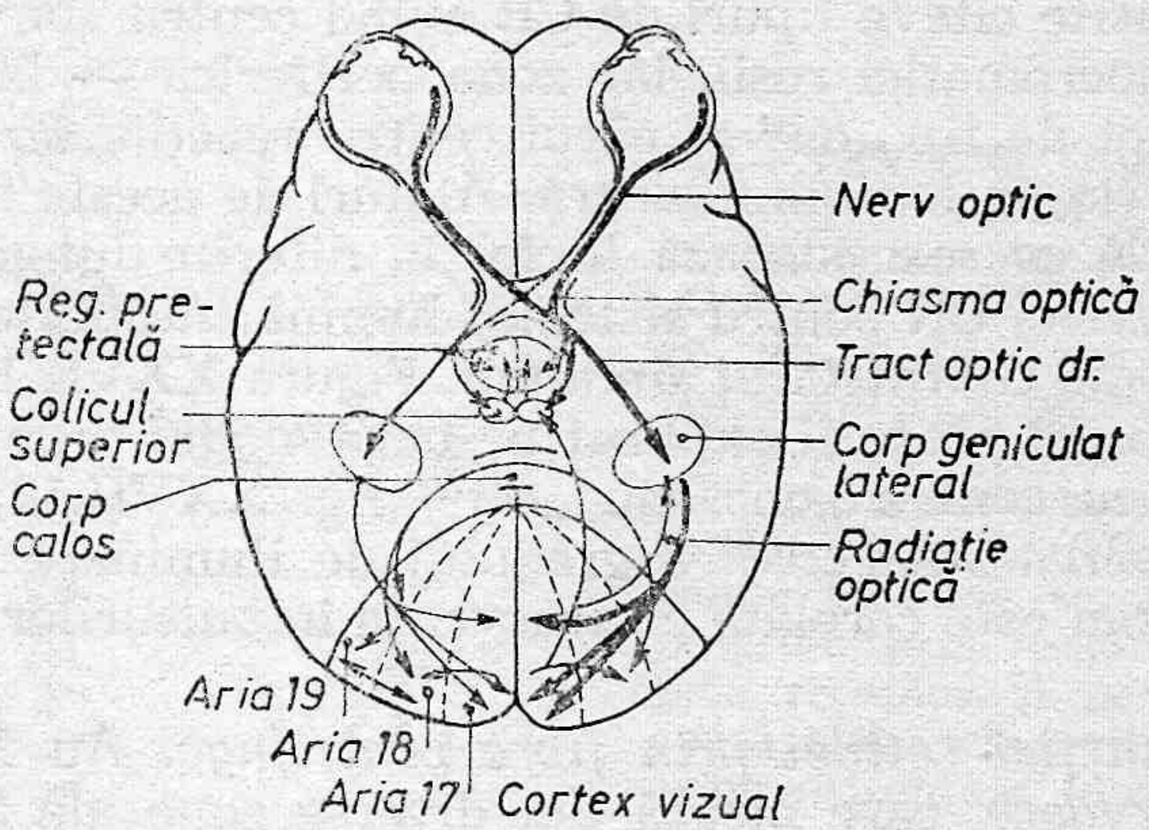


Fig. XXVII.20. *Căile optice.* Aria 17 prezintă legături cu ariile 18 și 19 de unde pleacă căi spre zonele subcorticale responsabile de controlul mișcărilor oculare, sau spre zonele asociative din lobii parietali și temporali, implicați în vorbire. Centrii vizuali din cele două emisfere sînt conectați prin corpul calos (din Schmidt).

crucișarea fibrelor nervului optic care pleacă din porțiunile nazale ale retinei, și care, la nivelul tractului optic, se întîlnesc cu fibrele plecate de pe retina temporală. Fibrele fiecărui tract sinapsează cu neuronii din corpii geniculați laterali, de unde prin radiația optică semnalele optice ajung în aria striată din lobul occipital (ariile 17, 18, 19).

De pe căile optice se desprind fibre care merg și spre alte zone : 1) din tractul optic direct în colicului superiori ; 2) din tractul optic în nucleii pretectali ; 3) din corpii geniculați laterali la talamusul lateral și ventral, la colicului superiori și nucleii pretectali.

Funcția corpilor geniculați laterali. Fiecare corp geniculat lateral este format din 6 straturi nucleare suprapuse (fig. XXVII.21). Împerecherea straturilor, care recepționează porțiuni din cîmpurile vizuale ale celor 2 ochi, are, probabil, un rol important în fuzionarea vederii, deoarece cîmpurile retiniene corespunzătoare din cei 2 ochi, sinapsează în straturile de neuroni, care sînt apropiate.

Forma semnalelor din corpii geniculați este aproape identică cu aceea a celulelor ganglionare, cu excepția accentuării liniilor dintre zonele excitate și inhibate. Această inhibiție laterală suplimentară ar accentua contrastul imaginilor vizuale.

Funcția scoarței vizuale primare. Capacitatea analizatorului vizual de a detecta organizarea spațială a imaginilor, este legată de aria vizuală primară (fig. XXVII.22). Această arie este dispusă cu precădere de o parte și alta a fisurii calcarine. Retinele din partea dreaptă a ochilor se proiectează pe scoarța vizuală din partea dreaptă, iar jumătățile stîngi ale

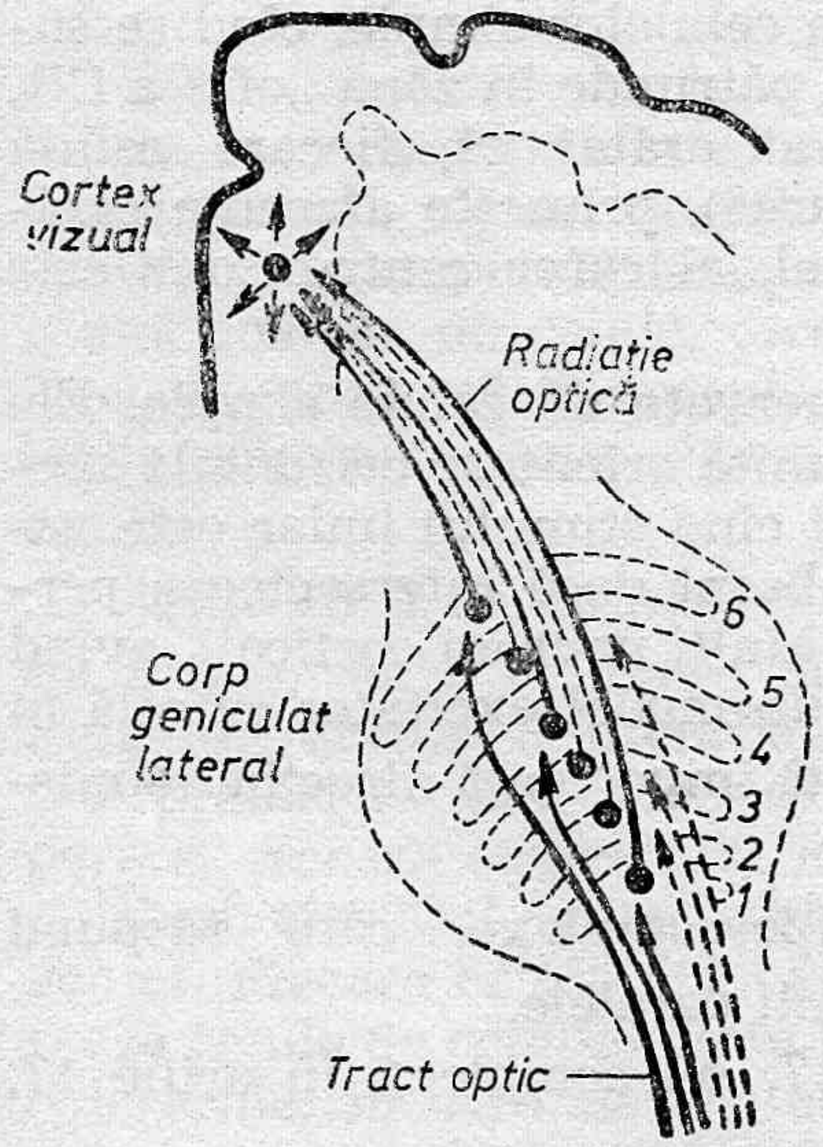


Fig. XXVII.21 *Corpul geniculat lateral.* Straturile 2, 3 și 5 primesc semnale din zona temporală a retinei ipsilaterale (*linii întrerupte*), iar straturile 1, 4, 6 primesc semnale din retina vizuală a ochiului contralateral (*liniile continui*) (din Teodorescu-Exarcu).

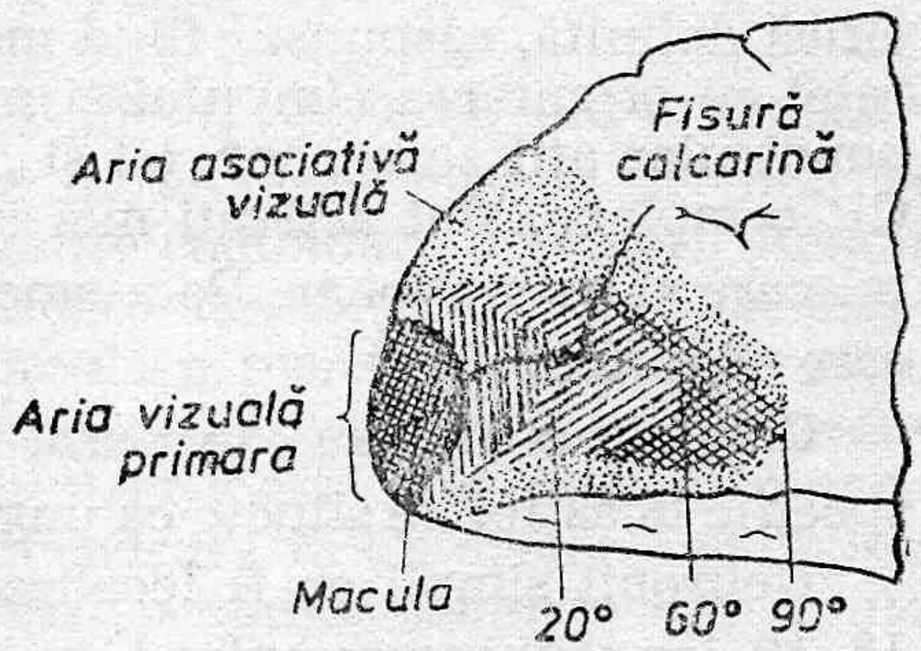


Fig. XXVII.22. *Scoarța vizuală.* Retinele din partea dreaptă a ochiului se proiectează pe scoarța vizuală din emisfera dreaptă și invers. Macula se proiectează spre polul occipital, iar regiunile periferice ale retinei se dispun concentric în jurul maculei (din Guyton).

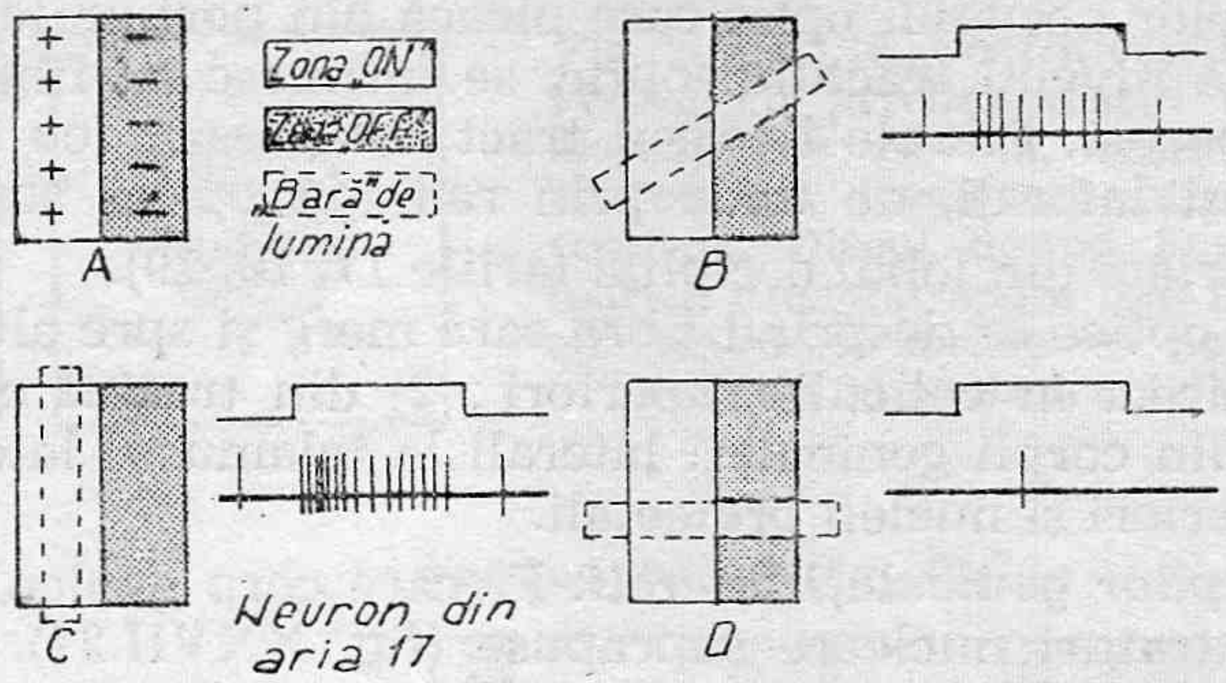


Fig. XXVII.23. Organizarea unui cîmp receptor simplu din cortexul vizual (A—D) (după Hubel și Wiesel).

retinei — pe scoarța din partea stîngă. Macula este proiectată spre polul occipital al scoarței vizuale, iar regiunile periferice ale retinei se dispun concentric în jurul maculei. Se remarcă zona mare de proiecție a maculei.

Organizarea cîmpurilor corticale occipitale. Cercetările efectuate pe animale au demonstrat că neuronii cortexului vizual pot fi divizați în 3 categorii : *simpli, complecși* și *hipercomplecși.* Cîmpurile receptoare, formate din neuroni simpli, sînt excitatorii și inhibitorii, aranjate nu sub formă concentrică, ca la nivelul celulelor ganglionare, ci în diferite combinații, cu particularitatea că totdeauna zonele excitatorii și inhibitorii sînt separate printr-o margine rectilinie (fig. XXVII.23). Lumina exercită un efect maxim asupra activității spontane a celulelor simple, cînd se suprapune peste zona „on" a CR ; dacă lumina pătrunde în zona „off" a CR, celulele sînt inhibate. Hubel și Wiesel au arătat că, fiecare celulă simplă, avînd un CR în formă de linie („bară"), primește aferențe excitatorii din celulele corpului geniculat lateral, al căror centru „on" este dispus liniar pe retină (fig. XXVII.24).

Cîmpurile complexe se consideră a fi inervate de celule simple. Ele răspund numai la contururi drepte, cu o anumită orientare orizontală specifică definită, răspunsul fiind maxim atunci cînd stimulul liniar este paralel cu orientarea cîmpului și minim sau absent dacă intersectează perpendicular atît zona „on", cît și „off" a CR. Mulți neuroni corticali, avînd CR complexe, sînt activați mai intens cînd un model excitator se află în mișcare și nu staționar. De asemenea, prezintă importanță direcția de mișcare (fig. XXVII.25).

Celulele complexe inervează celulele hipercomplexe, care răspund specific la astfel de siluete ca unghiuri sau linii paralele.

Neuronii simpli ar fi localizați în aria 17, cei complecși în ariile 17, 18, 19, iar cei hipercomplecși, în ariile 18, 19.

Detectarea orientării liniilor și marginilor se face, probabil în felul următor : scoarța vizuală prezintă o organizare columnară (sub forma de coloane) ; fiecare coloană din cele cîteva mii de coloane existente are un diametru de circa 0,5 mm și se extinde de-a lungul celor 6 straturi de pe suprafața scoarței spre profunzimea ei. Fiecare coloană se excită numai prin imaginile liniilor orientate într-o direcție specială. Astfel, coloana de

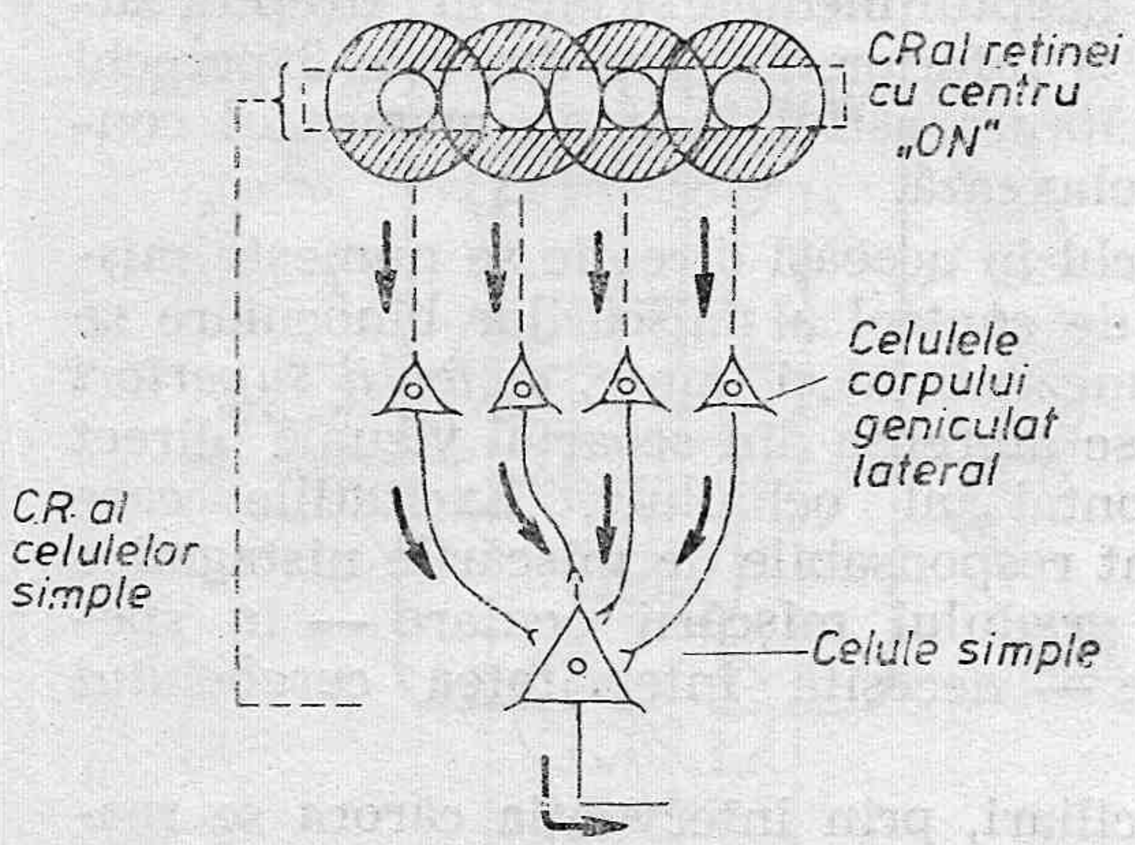
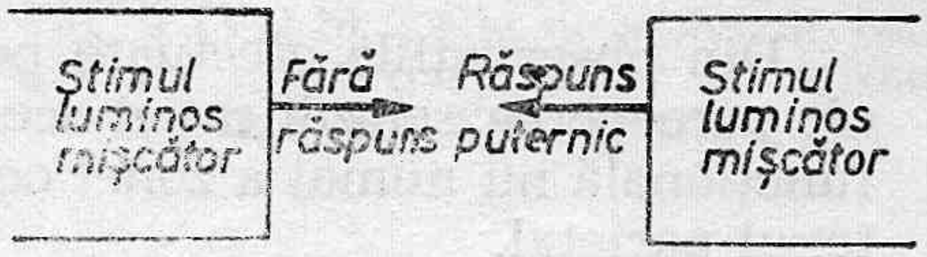


Fig. XXVII.24. *Mecanismul responsabil de forma cîmpului receptor al celulelor corticale simple.* Forma de bară a CR al celulelor corticale provine ca urmare a convergenței celulelor ganglionare și ale corpului geniculat, al căror CR circular cu centru „on" este aranjat liniar (din Eckert).



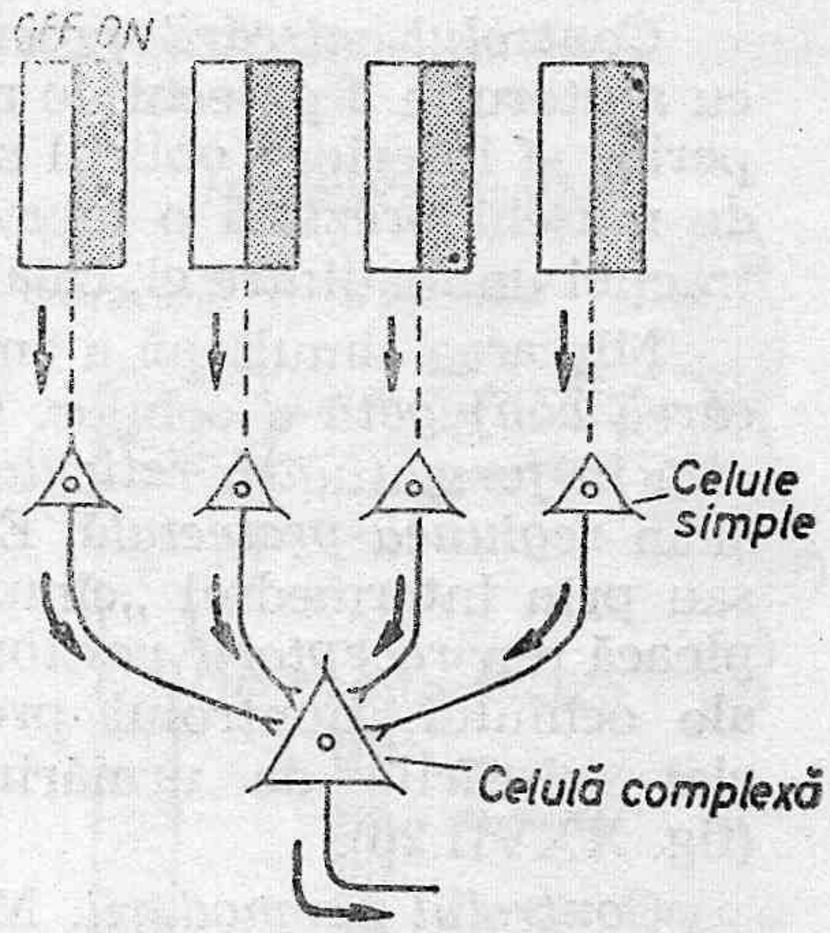


Fig. XXVII.25. *Influența modelului luminos asupra activării celulelor corticale complexe.* Excitarea celulelor complexe are loc numai atunci cînd stimulul luminos acționează inițial asupra zonei „On" a CR al celulelor simple. Mișcarea în sens invers determină inhibiție (după Eckert).

celule, care răspunde la o linie orizontală, nu va răspunde la o linie verticală. Totuși, alături de coloana de celule orizontale, există o coloană de celule, care răspunde la o ușoară înclinare a liniilor, lîngă care se află o altă coloană de celule, care răspunde la o linie ceva mai înclinată etc. Deci, fiecare zonă minusculă din scoarța vizuală are o multitudine de coloane neuronale, care răspund specific la liniile orientate în anumite direcții.

Ariile 18 și 19, cu neuroni complecși și hipercomplecși, sînt organizate tot sub formă columnară. Sînt stimulate de anumite modele geometrice (unghiuri drepte, linii curbe), sau de anumite combinații de culori. Aceste interpretări tot mai complexe ale culorilor, formelor, modificărilor temporare, creează subiectului impresia generală a scenei vizuale observate.

Deci, sistemul vizual este organizat în special după principiul convergenței. Fiecare celulă din cadrul sistemului primește aferențe din numeroase celule de complexitate mai mică din cadrul CR. Ca urmare, se obține o ierarhie, în care fiecare celulă complexă primește semnale din celule situate pe trepte ierarhice inferioare, abstractizînd informațiile pe baza conexiunilor și a mecanismelor sinaptice. Celulele hipercomplexe primesc semale din numeroase celule complexe, făcînd abstractizări suplimentare.

Deși convergența este mai evidentă, există și divergență, deoarece fiecare celulă receptoare se leagă de multe celule ganglionare și, în final, cu mii de celule corticale. Deci, scoarța cerebrală nu primește proiecții punct cu punct de pe retină, ci activitatea fiecărui neuron reprezintă o abstractizare a unor trăsături relativ simple ale imaginii vizuale.

Din observațiile efectuate pe pacienți cu agnozie vizuală, s-a conchis că, perceperea semnificației scenelor vizuale necesită integritatea morfofuncțională nu numai a zonei occipitale, ci și a zonelor asociative din cortexul parietal.

Controlul mișcărilor oculare. Mișcările globului ocular se realizează cu ajutorul a 3 perechi de mușchi : dreptul median și lateral ; dreptul superior și inferior ; oblicul superior și inferior. Fiecare din cele 3 perechi de mușchi prezintă o inervație reciprocă astfel încît, în momentul contracției unuia dintre ei, celălalt se relaxează.

Mișcarea simultană a ambilor ochi în aceeași direcție se numește *mișcarea conjugată* a ochilor. Centrii de control ai mișcărilor binoculare se află în *formațiunea reticulată* din mezencefal și punte, *colicului superiori* și în *regiunea pretectală.* Ei primesc aferențe din scoarța vizuală direct sau prin intermediul „cîmpului frontal al ochiului". Excitațiile care pleacă din *receptorii vestibulari* sînt responsabile de mișcările nistagmice ale ochiului. Controlul precis al gradului mișcării oculare — în special mișcările de urmărire lente — necesită integritatea *cerebelului* (fig. XXVII.26).

Controlul acomodării. Mușchii ciliari, prin intervenția cărora se realizează acomodarea ochiului, sînt inervați de nervii ciliari. Se pare că, ori de cîte ori planul focal al lentilelor nu coincide cu retina, sînt transmise semnale pe calea optică pînă la nivelul ariilor vizuale 18, 19. Semnalele vizuale, integrate la acest nivel, sînt retransmise zonelor premotorii din lobul frontal, care controlează și mișcările voluntare ale ochilor, de unde pleacă semnale motorii la aria pretectală, iar de aci la nucleul Edinger-Westphal, locul de origine a fibrelor preganglionare parasimpatice, ce se atașează nervului III. Deci, începînd cu nucleii pretectali, calea reflexului este comună cu reflexul pupiloconstrictor (fig. XXVII.27).

Reflexele pupilare. Irisul are rol de diafragm, care reglează deschiderea pupilară : fibrele musculare radiare, inervate de simpatic, produc midriază, iar fibrele circulare ale irisului, sub formă de sfincter, inervate de parasimpatic, produc miază.

Cînd lumina pătrunde în ochi, pupila se micșorează. Căile prin care se realizează acest reflex, sînt indicate în figura XXVII.27. Fibrele din tractul optic sinapsează în regiunea pretectală, de unde impulsurile ajung la nucleii Edinger-Westphal de ambele părți, predominînd cele din partea opusă. Fibrele parasimpatice ajung la iris prin nervul III, ganglionul ciliar și nervul ciliar scurt.

Mușchii radiari ai pupilei primesc fibre simpatice, care provin din segmentele T1 și T2. Fibrele preganglionare sinapsează în ganglionul cervical superior, de unde fibrele postganglionare ajung în cavitatea craniană de-a lungul arterei carotide, iar la iris prin nervii ciliari lungi. Calea aferentă a reflexului pupilodilatator este comună cu aceea a fibrelor pupiloconstrictoare pînă în dreptul corpului geniculat. De aci drumul nu este bine stabilit, însă se pare că trece prin tegmentum mezencefalic și formația reticulată a punții, bulbului și măduvei spinării, pentru a ajunge la centrul ciliospinal.

Un centru pupilodilatator se află în hipotalamus, care este în legătură cu cortexul lobului frontal.

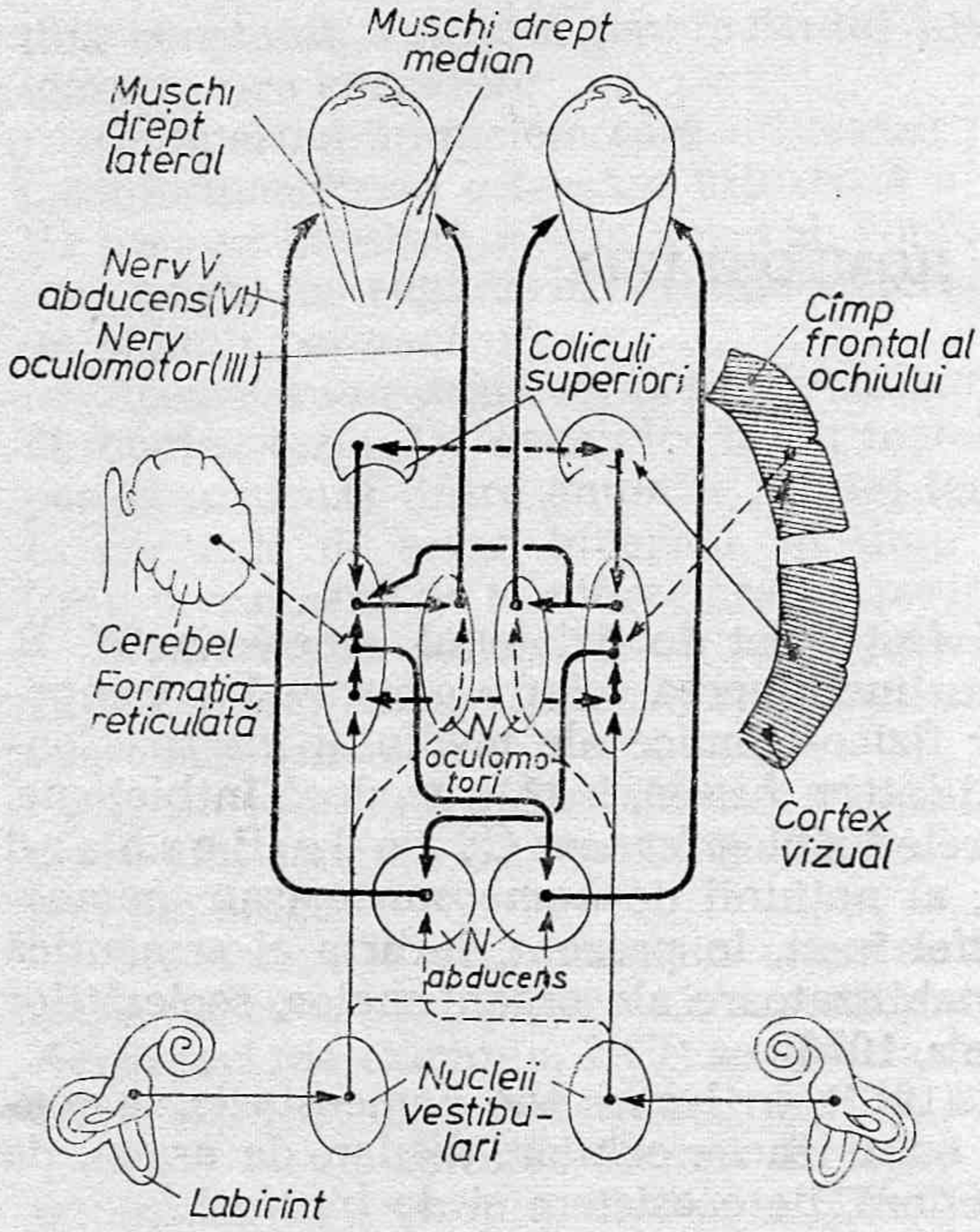


Fig. XXVII.26. Căile nervoase de control ale mișcărilor oculare pe orizontală (din Schmidt).

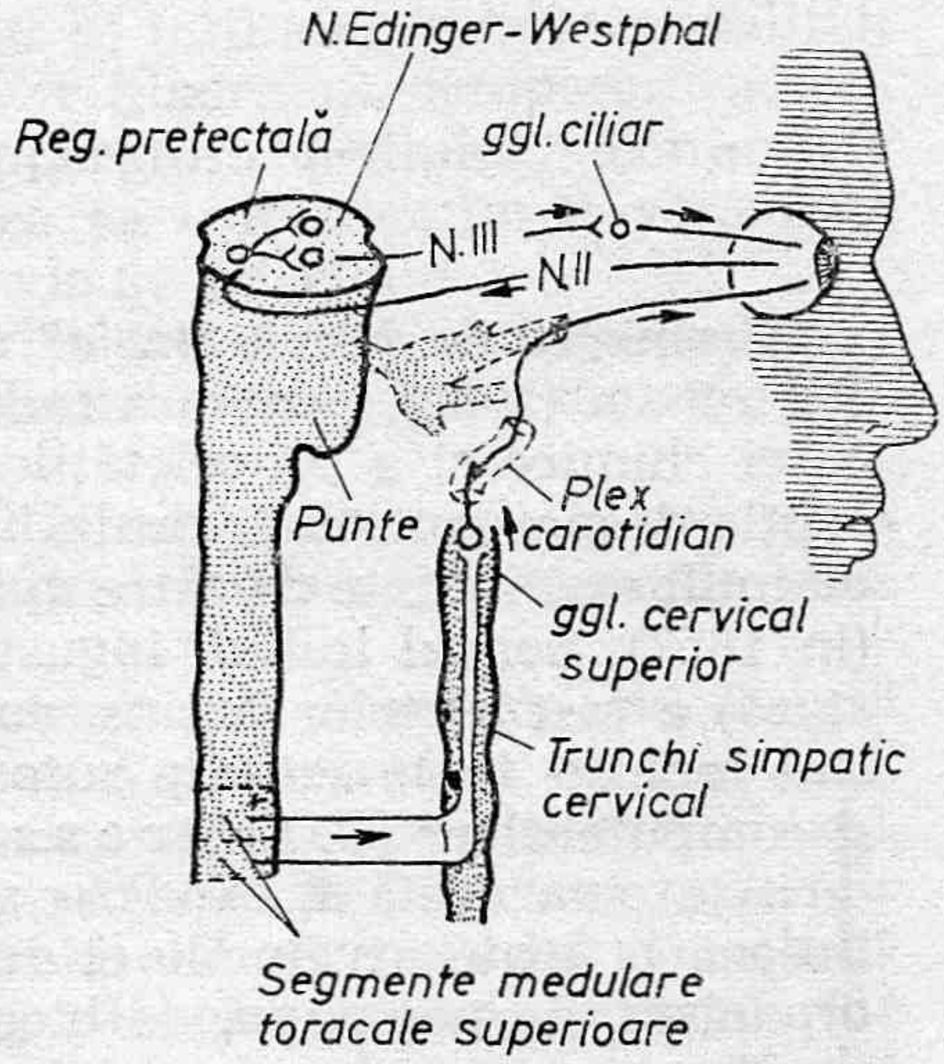


Fig. XXVII.27. Căile reflexelor pupilare (din P. Groza).

Odată cu reflexul pupilodilatator are loc și o inhibare reciprocă a tonusului pupiloconstrictorului.

Acomodarea și convergența ochilor sînt asociate cu reflexul pupiloconstrictor.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Baciu, I. *Fiziologie.* Ed. Didactică și Pedagogică, București, 1977.

Badiu, Gh., Teodorescu-Exarcu, I. *Fiziologia și fiziopatologia sistemului nervos.* Ed. Medicală, București, 1978.

Eckert, R., Randall, R. *Animal Physiology.* W. H. Freeman and Comp. San Francisco, 1978.

Groza, P. *Fiziologie umană.* Editura Didactică și Pedagogică, București, 1980.

Hefco, V. *Fiziologie animală: funcțiile de relație.* Lit. Univ. Iași, 1978.

Hoar, W. S. *General and comparative physiology.* Prentice Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey, 1975.

Kreindler, A. *Structura și funcțiile sistemului nervos central.* Ed. Academiei R.S.R., 1976.

Schmidt, F. R. (Ed.). *Fundamentals of sensory physiology.* Springer Verlag, N.Y.-Heidelberg-Berlin, 1978.

XXVIII. **HOMEOSTAZIA**

Termenul de *homeostazie** a fost creat de fiziologul american W. B. C a n n o n (1929), pentru a indica menținerea relativ constantă a compoziției chimice și a proprietăților fizico-chimice ale mediului intern. Conceptia despre constanța mediului intern fusese, însă, introdusă în biologie, cu mult mai înainte de către marele fiziolog francez C l a u d e B e r n a r d (în 1857). Sensul inițial, îngust, al noțiunii de *homeostazie* (sau *homeostază*) a fost ulterior extins, astfel încît, în prezent, în aria ei semantică sînt incluse toate „stările autostabilizatoare ale organismelor, societăților și computerelor" (C. L. P r o s s e r, 1970).

Așa cum arată E. A. P o r a (1981), în lumea vie homeostazia se realizează la toate nivelurile ei de organizare : celular, tisular, de organ, de organism, de populație, de biocenoză, de ecosistem și de biosferă.

Homeostazia organismului se realizează prin activitățile coordonate ale sistemului nervos, sistemului endocrin și sistemului cardiovascular.

Sistemul nervos asigură transmiterea rapidă a informației de la o regiune corporală la alta, acțiunea lui exercitîndu-se asupra anumitor celule sau grupuri de celule.

Sistemul endocrin transmite informația cu ajutorul substanțelor chimice (hormonilor). În general, această integrare chimică a diferitelor funcții corporale este mai lentă.

Sistemul cardiovascular servește ca vehicul pentru mesajele chimice, care își au originea în glandele endocrine și care sînt transportate la așanumitele „organe țintă".

C. L. P r o s s e r (1970), deosebește două modalități de homeostazie : 1) conformitatea stării interne cu starea ambiantă și 2) reglarea stării interne.

Conformitatea stării interne cu starea ambiantă se întîlnește, de exemplu, la animalele poikiloterme și la cele poikilosmotice, la care, temperatura corporală și, respectiv, presiunea osmotică a lichidelor corpului se modifică odată cu modificarea parametrilor respectivi în mediul extern. În sensul cel mai larg, conformitatea este homeostatică, deoarece sistemele enzimatice ale „conformerilor" pot să funcționeze într-un domeniu larg de variații ale mediului intern. De asemenea, la om și la alte mamifere nude, la care temperatura pielii variază considerabil în funcție de temperatura mediului extern, enzimele din piele pot fi active într-un domeniu termic mai larg decît acela al activității enzimelor corespunzătoare din ficat.

Reglarea stării interne. Ca urmare a modificării unui parametru ambiant, în organism se declanșează mecanisme de reglare, care tind să men-

---

* De la gr. *homoios* — asemănător și *stasis* — stare.

ține constantă valoarea parametrului intern corespunzător (de exemplu, temperatura corpului).

Comparînd animalele care utilizează prima modalitate de homeostazie („conformerii") cu cele care utilizează a doua modalitate („reglatorii"), P r o s s e r constată că „în general, conformerii tolerează variație internă mai largă, iar reglatorii, variație externă mai largă, în ceea ce privește un anumit parametru".

Același autor arată că, la multe animale, se întîlnesc ambele modalități de homeostazie. De exemplu, la un mamifer hibernant, temperatura corporală urmează (între anumite limite) temperatura mediului înconjurător în perioada de somn hibernal, în timp ce ea este menținută constantă (prin mecanisme de termoreglare) în perioada de activitate.

Homeostazia se realizează cu ajutorul a trei feluri de mecanisme : 1) mecanisme fizico-chimice ; 2) mecanisme enzimatice ; 3) mecanisme nervoase și hormonale.

1) *Mecanismele fizico-chimice* participă la menținerea relativ constantă a *p*H-ului sanguin (la om, între 7,30 și 7,42) și constau din sistemele tampon din sînge.

Un *sistem tampon* este un amestec format sau dintr-un acid slab și sarea lui cu o bază puternică, sau dintr-o bază și sarea ei cu un acid tare. Acizii tari (de exemplu, HCI) se disociază complet în soluții apoase diluate, acizii slabi se disociază numai parțial, iar sărurile se disociază puternic.

Dacă la un amestec format dintr-un acid slab și sarea lui cu o bază puternică (de exemplu, H_2CO_3 și $HNaCO_3$) adăugăm un acid puternic (de exemplu, HCI), acesta nu provoacă decît o mică creștere a concentrației în H^+, deoarece el acționează asupra sării, din care scoate acidul slab, care se disociază foarte puțin.

Constanța *p*H-ului sanguin este permanent amenințată, fie de substanțele acide, care rezultă din procesele de dezasimilație, fie de substanțele alcaline provenite din alimentație (vegetale bogate în K, Na etc.).

Sistemele tampon se opun acțiunii ambelor categorii de substanțe și anume, cele formate dintr-un acid slab și sarea lui cu o bază puternică se opun acțiunii acizilor, iar cele formate dintr-o bază și sarea ei cu un acid puternic se opun acțiunii substanțelor bazice.

Sistemele tampon din sînge se clasifică în două categorii : sisteme tampon primare (plasmatice) și sisteme tampon secundare (globulare) :

Sisteme tampon primare (plasmatice)

1) $\frac{H_2CO_3}{HNaCO_3}$

2) $\frac{H_2NaPO_4}{HNa_2PO_4}$

3) $\frac{\text{Proteină acidă}}{\text{Proteinat de Na}}$

Sisteme tampon secundare (globulare)

1) $\frac{\text{HbH (hemoglobină acidă)}}{\text{HbK (hemoglobinat de K)}}$

2) $\frac{O_2HbH \text{ (oxihemoglobină acidă)}}{O_2HbK \text{ (oxihemoglobinat de K)}}$

3) $\frac{H_2KPO_4}{HK_2PO_4}$

Rolul principal în menținerea reacției sîngelui spre latura alcalină revine tamponului de bicarbonat. Importanța lui este atît de mare, încît, practic vorbind, valoarea *p*H-ului sanguin depinde de raportul dintre H_2CO_3 și $HNaCO_3$.

Cantitatea de bicarbonat din plasmă reprezintă așa-numita *rezervă alcalină* a organismului.

Menținerea constanței relative a *p*H-ului sanguin (menținerea echilibrului acido-bazic) se realizează și cu participarea unor mecanisme biologice, în care sînt implicate aproape toate organele și aparatele importante (plămînul, ficatul, rinichiul, pielea etc.).

Plămînul elimină bioxidul de carbon, produs de celule sub formă de acid carbonic.

Ficatul neutralizează o parte din substanțele alcaline și mai ales din cele acide, care ajung la el pe calea venei porte. O altă parte din aceste substanțe este eliminată prin bilă. Tot în ficat, acidul lactic (care tinde să acidifieze sîngele) este transformat în glucoză.

Rinichiul elimină unii acizi nevolatili (acidul uric, acidul lactic), corpii cetonici și fosfații monometalici. În rinichi are loc și formarea de amoniac, care, în caz de acidoză, neutralizează acizii puternici (acidul fosforic sau acidul sulfuric).

Pielea îndepărtează substanțele acide prin transpirație. Rolul ei devine deosebit de important în timpul efortului fizic, cînd o mare parte din acidul lactic este eliminată prin transpirație.

2) *Mecanismele enzimatice* asigură homeostazia celulară. Aceasta se realizează îndeosebi prin modificarea activității enzimelor și a cantității lor, în raport cu nevoile celulei și cu momentul specific al ciclului celular. Unul dintre cele mai importante mecanisme prin care este reglată activitatea enzimelor este inhibarea activității lor de către produsul (sau produșii) reacției (*feed-back* negativ). În ceea ce privește modificarea cantității enzimelor, aceasta se realizează prin reglarea sintezei lor, mecanism care are o latență mare și care este utilizat pentru ajustări metabolice de lungă durată. Acest mecanism este indicat și prin denumirea de *reglare genetică* a metabolismului, deoarece modificarea vitezei de sinteză a unei enzime implică modificarea activității genelor structurale.

3) *Mecanismele nervoase și hormonale* sînt cele mai importante mecanisme homeostatice ale organismului. Ele funcționează într-o strînsă interdependență, mai ales pe principiul *feed-back* negativ*.

În cele ce urmează, vom arăta mecanismele nervoase și hormonale care asigură homeostazia glicemică și homeostazia termică.

Homeostazia glicemică. Glicemia normală (normoglicemia) are valori diferite la diferite specii, dar la una și aceeași specie ea este relativ constantă, înregistrînd variații relativ mici în jurul valorii medii (tab. 1).

---

* Conexiunea inversă *(feed-back)* pozitivă este rar întîlnită în homeostazia normală.

Tabelul XXVII. 1

Cantitatea de glucoză din sînge (glicemia) la diferite specii de animale
(după E. A. Pora, 1981)

Specia	Glucoză în sînge, în g%	
	media	limite de variație
Crap	1,60	(1,00—2,55)
Găină	1,50	(1,25—2,05)
Om	1,00	(0,90—1,10)
Cobai	0,96	(0,82—1,07)
Iepure	0,86	(0,67—1,07)
Cal	0,73	(0,54—0,95)
Țestoasă de apă	0,65	(0,46—0,88)
Cîine	0,60	(0,44—0,78)
Șobolan	0,60	(0,56—0,76)
Porc	0,55	(0,46—0,75)
Capră	0,52	(0,43—0,65)
Pisică	0,46	(0,36—0,67)
Oaie	0,45	(0,30—0,57)
Broască de apă	0,40	(0,36—0,49)

Organismul consumă permanent glucoză, utilizînd-o în activitățile musculare și nervoase, dar, în același timp, el primește glucoză prin alimentație. În consumul și aportul de glucoză se interpun mecanismele nervoase și hormonale de reglare a glicemiei (fig. XXVIII.1). Aceste mecanisme sînt cu atît mai perfecționate cu cît animalele sînt mai evoluate. Într-adevăr, așa cum arată figura XXVIII.2, variațiile glicemiei, consecutive injectării aceleiași cantități de glucoză, au o durată mai mare la un pește decît la un mamifer, deoarece alternanța mecanismelor hipo- și hiperglicemiante, care restabilesc normoglicemia, se produce mai rapid la mamifere decît la pești.

Variațiile glicemiei într-un sens sau altul excită chemoreceptorii vasculari, generînd impulsuri care ajung la centrii glicoreglării, îndeosebi la cei hipotalamici*. Acești centri primesc informații despre nivelul glicemiei și direct de la sîngele care îi irigă, deoarece ei posedă proprietăți de chemoreceptori. Ambele feluri de informații, adică atît cele reflexe, cît și cele directe, sînt prelucrate în centrii nervoși, după care ei declanșează modificări endocrinovegetative, care, acționînd asupra ficatului, restabilesc normoglicemia.

Rolul ficatului în homeostazia glicemică este demonstrat de următoarele fapte experimentale : 1) hepatectomia este urmată de hipoglicemie, care, în decurs de cîteva ore, determină moartea animalului ; 2) la un ani-

* Există centri ai glicoreglării în întregul nevrax, inclusiv în scoarța cerebrală.

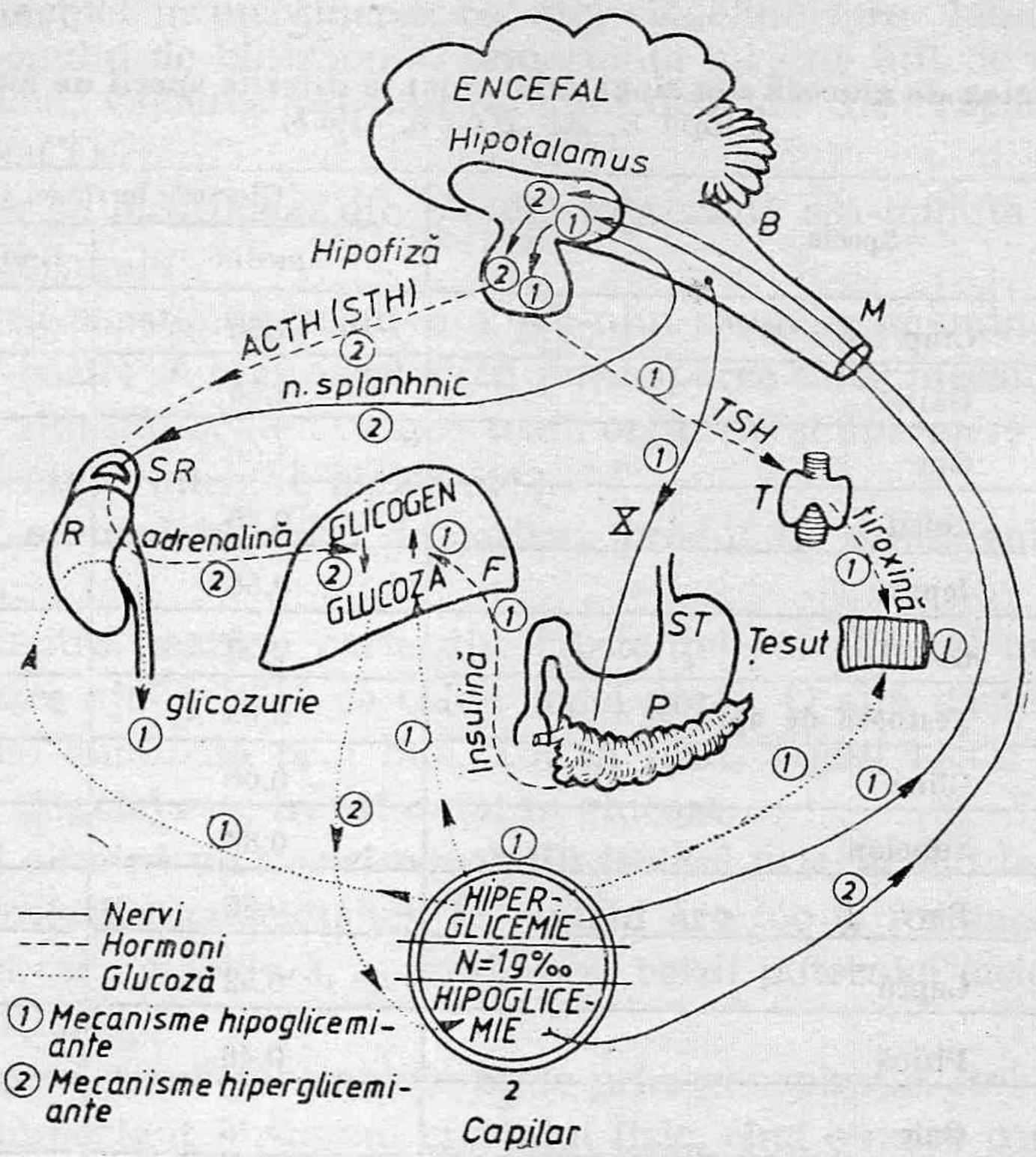


Fig. XXVIII.1. Schema mecanismelor de reglare a glicemiei (după E. A. Pora, 1981).

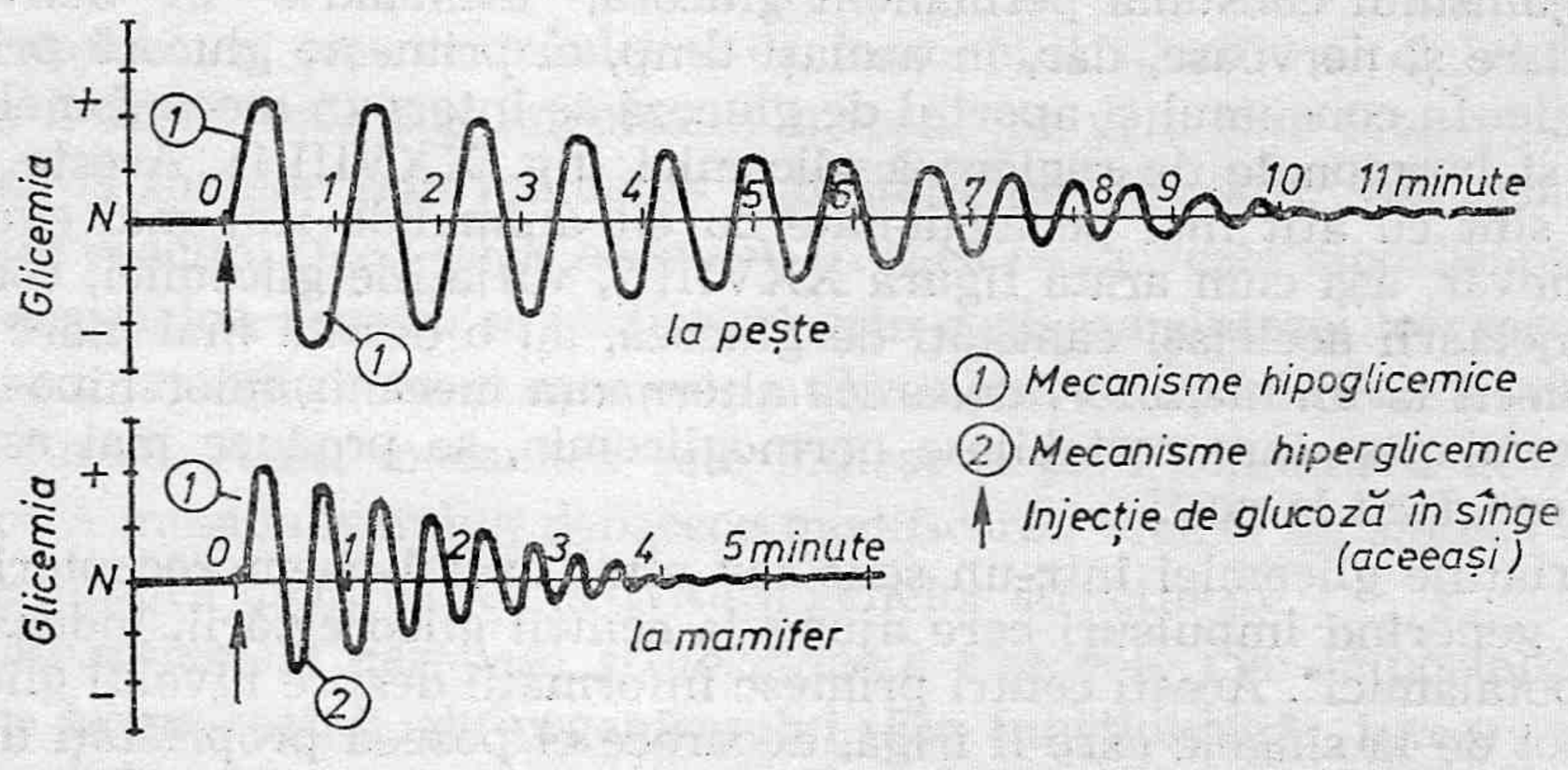


Fig. XXVIII.2. Variațiile glicemiei la un pește și la un mamifer, după o aceeași injecție de glucoză în sînge (după E. A. Pora, 1981)

mal hepatectomizat, perfuzia de glucoză provoacă o hiperglicemie mai crescută și mai persistentă decît la un animal normal.

Organismul dispune de două feluri de mecanisme prin care valoarea glicemiei este menținută relativ constantă : mecanisme hipoglicemiante, care sînt declanșate de hiperglicemii, și mecanisme hiperglicemiante, care sînt declanșate de hipoglicemii.

Mecanismele hipoglicemiante se declanșează atunci cînd nivelul glicemic depășește 120 mg%. În aceste mecanisme, rolul principal este deținut de insulină, hormon pancreatic, secretat de celulele β ale insulelor Langerhans. Fiind descărcat în sîngele portal, hormonul ajunge la ficat, unde, în cea mai mare parte, este fixat de celulele acestuia. O mică parte a hormonului trece în circulația suprahepatică, ajungînd astfel la alte celule, care îl extrag și îl depozitează. După descărcarea în sînge a insulinei, se produce scăderea rapidă a nivelului crescut al glicemiei, datorită acțiunii sinergice a următoarelor mecanisme :

— scăderea (iar în hiperglicemii pronunțate chiar încetarea) eliberării de către ficat a glucozei în sînge, concomitent cu intensificarea funcției lui glicogenogenetice (de transformare a glucozei în glicogen) ;

— intensificarea utilizării glucozei de către alte țesuturi, prin stimularea oxidărilor și intensificarea transformării glucozei în glicogen și lipide ;

— eliminarea de către rinichi în urină a unei cantități de glucoză (glicozurie), care este cu atît mai mare, cu cît nivelul glicemiei este mai ridicat ; rinichii intervin atunci cînd glicemia depășește 180 mg%.

Datorită intervenției mecanismelor menționate, nivelul glicemic scade progresiv, putînd să ajungă chiar la valori mai mici decît cele fiziologice. Cînd hipoglicemia este iminentă, descărcarea insulinei încetează, ficatul își reia activitatea de eliberare a glucozei în circulația sistemică și, ca urmare, glicemia se normalizează.

Mecanismele hipoglicemiante funcționează numai în condițiile unei secreții normale de insulină. Hiposecreția sau absența acestui hormon determină instalarea diabetului zaharat (pancreatic), boală în care hiperglicemia se permanentizează, fiind provocată, pe de o parte de reducerea capacității ficatului de a depozita glucoza sub formă de glicogen, iar pe de altă parte, de scăderea consumului glucozei de către țesuturi.

Mecanismele hiperglicemiante sînt declanșate de hipoglicemii ale căror valori coboară sub 90 mg%. În aceste mecanisme sînt implicate activități nervoase și endocrine. Astfel, sub influența impulsurilor nervoase care le parvin prin nervii splanhnici (nervi simpatici), medulosuprarenalele descarcă în sînge hormonii *adrenalina* și *noradrenalina*, care, activînd fosforilaza hepatică (prin intermediul adenilciclazei), determină o glicogenoliză intensă și, totodată, o creștere rapidă a eliberării glucozei din ficat.

Corectarea hipoglicemiilor se realizează și cu participarea altor hormoni : glucagonul, tiroxina, hormonii glucocorticoizi și unii hormoni adenohipofizari.

Glucagonul, hormon pancreatic, secretat de celulele α ale insulelor Langerhans, produce hiperglicemie în același mod ca și adrenalina (prin intermediul adenilciclazei și al fosforilazei). Glucagonul (sau un hormon înrudit, enteroglucagonul) poate fi secretat și de celulele endocrine ale intestinului, secreția lui fiind stimulată de contactul glucozei cu mucoasa intestinală. Prin urmare, glucoza poate să producă hiperglicemie chiar mai înainte de a fi fost absorbită.

Tiroxina provoacă hiperglicemie moderată, dar durabilă, prin depolimerizarea glicogenului și prin favorizarea absorbției glucidelor.

Hormonii glucocorticoizi (mai ales cortizolul) stimulează gluconeogeneza (formarea glicogenului din proteine și lipide) prin activarea enzimelor hepatice implicate în acest proces. În afară de aceasta, glucocorticoizii

reduc capacitatea țesuturilor de a oxida glucoza și intensifică absorbția intestinală a glucidelor.

Hormonii adenohipofizari cu acțiune hiperglicemiantă sînt ACTH-ul și hormonul somatotrop (STH). Hipoglicemia, influențînd centrii hipotalamici, provoacă, prin intermediul acestora, descărcări de ACTH, care stimulează secreția de glucocorticoizi. STH-ul stimulează eliberarea glucozei din ficat și reduce consumul tisular de glucoză, producînd astfel hiperglicemie. O dovadă în acest sens o constituie faptul că gigantismul și acromegalia sînt însoțite, adesea, de hiperglicemie.

Atunci cînd eficiența mecanismelor hiperglicemiante este scăzută, hipoglicemia rămîne necorectată și provoacă tulburări funcționale severe, mai ales la nivelul celulelor nervoase, ajungîndu-se la instalarea comei diabetice.

Homeostazia termică. Se realizează prin mecanisme de termoreglare, care sînt foarte dezvoltate la homeoterme. Aceste mecanisme sînt de două feluri : 1) mecanisme chimice (metabolice), prin care se realizează producerea de căldură (termogeneza) și 2) mecanisme fizice, prin care se realizează pierderea de căldură (termoliza). Primele se declanșează mai ales atunci cînd organismul tinde să se răcească, iar ultimele, mai ales atunci cînd organismul tinde să se supraîncălzească. În ambele mecanisme, rolul principal îl au sistemul nervos și sistemul endocrin.

Rolul sistemului nervos în termoreglare. Structurile nervoase care participă la termoreglare sînt : termoreceptorii, căile aferente, centrii nervoși și căile aferente.

Termoreceptorii recepționează variațiile de temperatură și, în funcție de topografia lor, se grupează în trei categorii :

1) *termoreceptorii cutanați,* care sînt de două feluri : pentru cald (corpusculii lui Ruffini) și pentru rece (corpusculii Krause) ;

2) *termoreceptorii viscerali (interni),* care sînt situați în mucoasele organelor interne ;

3) *termoreceptorii centrali,* care sînt neuroni termosensibili, existenți în diferite segmente ale sistemului nervos central și care sînt excitați de modificările temperaturii sîngelui.

Centrii nervoși cu rol principal în termoreglare sînt situați în hipotalamus. În regiunea anterioară a hipotalamusului se găsește un *centru de pierdere a căldurii* (de răcire), iar în regiunea posterioară, un *centru de producere și păstrare a căldurii* (de încălzire). La animalul intact, acești centri sînt excitați de modificările temperaturii sîngelui, provocate de modificările temperaturii mediului. Creșterea temperaturii excită centrul de pierdere a căldurii, care declanșează reacțiile de apărare împotriva supraîncălzirii corpului (vasodilatație periferică, transpirație și altele), iar scăderea temperaturii excită centrul de producere a căldurii, care declanșează reacțiile de apărare împotriva răcirii corpului (tremurături, vasoconstricție periferică, piloerecție și altele).

Activitatea centrilor hipotalamici ai termoreglării este influențată și de impulsurile venite de la termoreceptorii cutanați. De la receptorii pentru rece pleacă impulsuri care excită centrul de producere a căldurii și inhibă centrul de pierdere a căldurii. Efecte diametral opuse produc impulsurile care vin de la receptorii pentru cald.

Centrii hipotalamici ai termoreglării transmit comenzile corespunzătoare la efectori prin intermediul nervilor (somatici și vegetativi) și al hormonilor.

Inervația somatică este reprezentată prin nervii motori ai mușchilor scheletici, a căror activitate mărește termogeneza. Dacă temperatura mediului extern scade sub o anumită limită, crește tonusul muscular și, prin aceasta, se declanșează frisonul termic.

Inervația vegetativă cuprinde totalitatea fibrelor nervoase (simpatice și parasimpatice), prin intermediul cărora sînt declanșate diferite reacții, care mențin temperatura corporală la un nivel constant. De exemplu, impulsurile transmise prin fibrele simpatice produc vasoconstricție, iar cele transmise prin fibrele parasimpatice produc vasodilatație. Homeostazia termică se realizează mai ales cu participarea sistemului nervos simpatic, deoarece majoritatea organelor implicate în termoreglare (glandele sudoripare, mușchii piloși, glanda tiroidă etc.) posedă o inervație simpatică.

Rolul hormonilor în termoreglare. Hormonii intervin mai ales în termogeneză, determinînd creșterea acesteia prin intensificarea metabolismului țesuturilor. Hormonii cu rol în termoreglare sînt : noradrenalina, adrenalina, hormonii tiroidieni și corticosuprarenali.

Noradrenalina (hormon medulosuprarenal) este responsabilă de termogeneza fără frison.

Adrenalina (secretată tot de medulosuprarenale) provoacă o creștere pronunțată a metabolismului energetic *(efect calorigen).* În afară de aceasta, ea participă la termoreglare prin faptul că produce vasoconstricție.

Hormonii tiroidieni (tiroxina și triiodtironina) determină, de asemenea, o pronunțată creștere a termogenezei.

Hormonii corticosuprarenali participă, de asemenea, la termoreglare, așa cum demonstrează, de exemplu, faptul, că la șobolanii supuși 48 de ore la post și la frig, se produce o creștere foarte mare a cantității de corticosteroizi (B o u l o u a r d, 1973).

Activitatea glandelor endocrine implicate în termoreglare este dirijată de hipotalamus, atît prin semnale nervoase, cît și prin semnale chimice. Semnalele nervoase sînt transmise prin nervii simpatici care le inervează (simpaticul cervical în cazul tiroidei și nervul splanhnic în cazul medulosuprarenalei). Semnalele chimice sînt transmise pe cale sanguină și sînt reprezentate prin hormonii glandotropi secretați de adenohipofiză, sub acțiunea unor neurohormoni hipotalamici numiți *factori de eliberare (releasing factors).* Autoreglarea secreției hormonilor cu rol în termoreglare se realizează prin mecanismul *feed-back* negativ, așa cum indică schema din figura XXVIII.3, care se referă la autoreglarea secreției de corticosteroizi. În acest caz, hipotalamusul (componentă a diencefalului) produce un hormon, numit *hormonul eliberator al corticotropinei* (al ACTH) sau *corticotropin-releasing-hormone (corticotropin-releasing-factor),* care, pe cale sanguină, ajunge la adeno-

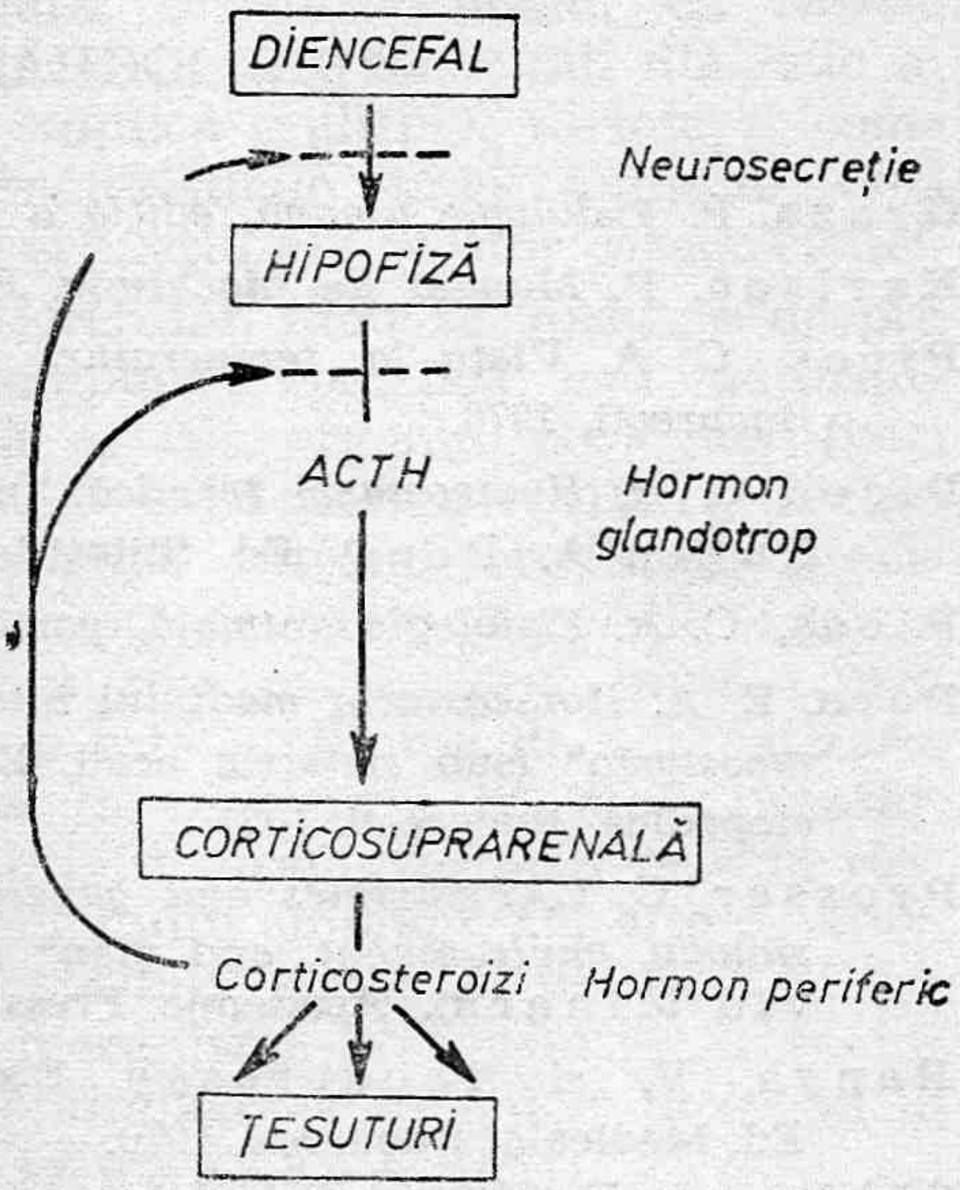


Fig. XXVIII.3. Controlul hipotalamo-hipofizar al secreției corticosuprarenalei (după P. K a r l s o n, 1967).

hipofiză, unde stimulează secreția de ACTH (hormon glandotrop). Acesta, la rîndul lui, acționează asupra corticosuprarenalei, stimulînd secreția corticosteroizilor, care apar în cantitate crescută în torentul circulator. Prin mecanismul *feed-back* negativ, hipofiza își reglează activitatea în funcție de concentrația hormonilor periferici circulanți : o concentrație crescută inhibă, iar o concentrație scăzută stimulează activitatea secretorie a adenohipofizei.

*

* *

Un rol foarte important în homeostazie îl au și așa-numitele *răspunsuri homeostatice locale.* Acestea sînt inițiate de o modificare în mediul extern sau intern, adică de un stimul, care acționează asupra celulelor din imediata lui vecinătate, producînd o modificare a activității celulare, al cărui efect este contracararea stimulului. Ca și reflexul, răspunsul local este o secvență de evenimente, care înaintează de la stimul la răspuns, dar, spre deosebire de reflex, întreaga secvență are loc numai în zona stimulului, nefiind implicați nici un fel de hormoni sau nervi. Ca exemple de răspunsuri homeostatice locale, menționăm : 1) leziunea într-o zonă a pielii determină eliberarea din celule a unor substanțe chimice, care apără pielea de o leziune suplimentară ; 2) un mușchi, care efectuează un travaliu, eliberează în lichidul extracelular o serie de substanțe chimice (CO_2, acid lactic etc.), care acționează local, dilatînd capilarele din zonă și, prin aceasta, permițînd un aflux crescut de sînge la mușchi.

În lumina concepției actuale, problema homeostaziei este foarte vastă și extrem de complexă, în acest material abordîndu-se numai unele aspecte.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Groza, P. *Fiziologie umană, ediția a III-a.* Ed. Medicală, București, 1980.

Karlson, P. *Manual de biochimie.* Ed. Medicală, București, 1967.

Picoș, C. A. *Viața la temperaturi extreme.* Ed. Științifică și Enciclopedică, București, 1976.

Picoș, C. A. *Homeostazia termică.* În cartea „*Homeostazia*" (sub redacția acad. Eugen A. Pora). Ed. Științifică și Enciclopedică, București, 1981.

Picoș, C. A. *Fiziologie animală, partea* a II-a. Curs Univ. București, 1982.

Pora, E. A. *Homeostazia mediului intern al organismului animal.* În cartea „*Homeostazia*" (sub redacția acad. Eugen A. Pora). Ed. Științifică și Enciclopedică, București, 1981.

Prosser, C. L. *Principles and general concepts of adaptation.* În cartea „*Physiology, environment and man*" (edited by H. C. Lee Douglas and David Minard). Academic Press, New York and London, 1970.

Ranga, V. și Teodorescu Exarcu, I. *Anatomia și fiziologia omului.* Ed. Medicală, București, 1970.

Săhleanu, V. *Chimia, fizica și matematica vieții.* Ed. Științifică, București, 1973.

Vander, A. J., Sherman, J. H., Luciano, D. S. *Human Physiology. The mecanism of body function.* McGraw-Hill Book Company, 1975.

XXIX. PROCESE BIOCHIMICE ÎN REGLAREA RAPORTURILOR ECOFIZIOLOGICE ALE PLANTELOR (MECANISME DE ADAPTARE BIOLOGICĂ)

Adaptarea biologică datează de la apariția vieții, ca un atribut al celor dintîi viețuitoare ; căci dacă nu ar fi fost așa, viața nu ar fi putut cuceri Pămîntul încît să o regăsim aproape peste tot, populînd cele mai neașteptate locuri, cu cele mai vitrege condiții. Fenomenul de adaptare este o problemă capitală a evoluției, iar abordarea problematicii sale se apreciază ca „temelie pentru înțelegerea vieții" (L. Jendrassik, 1965). Îndeosebi, două nume înfruntă timpul și, parțial, critica științifică, impunînd semnificația adaptării biologice pentru devenirea viețuitoarelor : J.-B. Lamarck (1744—1829) și Ch. Darwin (1809—1882), ale căror idei au fost susținute și îmbogățite de Th. Huxley (1825—1895) și E. Haeckel (1834—1919).

Adaptarea este o replică, un răspuns, la solicitările pe care mediul ambiant le exercită asupra viețuitoarelor ; sub raport filozofic, ea este o formă a capacității de *reflectare* cu care este dotat organismul viu, caracteristică universală a oricărei realități materiale și obiective de a înregistra *influențele exercitate de acțiunea altor sisteme ;* dar reflectarea trebuie concepută în sensul principiului newtonian al acțiunii și reacțiunii, potrivit căruia orice sistem care acționează asupra altuia întîmpină o reacțiune din partea acestuia din urmă. Relația organism-mediu, ca relație reciprocă simultană, este un exemplu ideal pentru conceptul dialectic al reflectării ; ori relația organism-mediu implică multiple, variate și complicate adaptări ale organismului la caracteristicile unei anumite ambianțe, precum și la fluctuațiile în timp și spațiu ale acestor caracteristici.

Conceptul de adaptare este mult diferențiat, încît se vorbește despre adaptarea individuală sau acomodare, adaptarea specifică sau naturalizare, adaptarea etologică sau statistică și convergența ecologică (vezi J. Rostand și A. Tétry, 1968). O. Björkman (1981), făcînd distincție între adaptare și aclimatizare după criteriul eredității, precizează că, potențialul pentru aclimatizare este determinat genetic și poate fi o ajustare genotipică la condițiile de mediu particulare, impusă prin selecție naturală ; ceea ce se moștenește este abilitatea de aclimatizare, încît adaptarea dobîndită în final să nu fie moștenită în mod necesar. Vorbind despre adaptare înseamnă să privim ființa vie prin prisma răspunsurilor sale funcționale la acțiunea mediului ambiant. Cu alte cuvinte, adaptarea viețuitoarelor la mediu este posibilă datorită plasticității caracteristice organismelor vii dotate cu mecanisme homeostatice, care îndeplinesc funcții de stabilizare și de optimizare a indicilor biologici în raport cu solicitările mediului (C. Wittenberger, 1981).

Mecanismele homeostatice fac apel la autoreglare, funcționînd asemenea sistemelor cibernetice ; autoreglarea se exercită prin procesele meta-

bolice, variațiile fiind individuale și avînd un caracter adecvat condițiilor care le provoacă (N. Botnariuc, 1967, 1976) ; acest caracter este definit în baza concepției sistemice de N. Botnariuc (1964) : „Adecvarea reprezintă deci răspunsul, cu valoare imediată, față de acțiunea de moment a unui factor oarecare. Ea duce la menținerea integrității structurale și funcționale a sistemului în condițiile variabile ale mediului". Mecanisme homeostatice, autoreglabile, funcționează și la nivel de populație sau biocenoză, pe care le optimizează prin stabilizare și echilibrare.

Strategiile prin care organismul plantei răspunde variațiilor factorilor ambientali pot fi mecanisme individuale bazate pe plasticitatea fenotipică, îndeosebi a plantelor fixate în spațiu, și cunoscute sub numele de polimorfism ontogenetic, sau mecanisme active la nivelul structural populațional sau biocenotic, apreciate ca diferențieri ecotipice (care includ și polimorfismul genetic sau alte variații genetice).

Caracterul adecvat al variabilității individuale, precum și semnificația adaptivă a amplitudinii variabilității se regăsesc și în variabilitatea biochimică (N. Botnariuc, 1967).

Materialul informativ, relativ abundent, tratează problema variabilității biochimice sporadic și fragmentar ; prin prezentul material ne propunem să expunem nu numai cîteva din datele mai recente privind această temă, ci după interpretarea noastră, să reconsiderăm o seamă de fenomene semnalate în literatura științifică, dar fără a fi recunoscută semnificația lor ca *adaptare biochimică*.

Rolul pe care incontestabil variabilitatea biochimică l-a jucat în evoluție se conturează prin reconstituirea filogeniei metabolismului (E. Libbert, 1979) : primele organisme au fost heterotrofe și anaerobe, deoarece oceanul planetar primar, din Precambrian, era o soluție coloidală bogată în substanțe organice, iar atmosfera respectivă era lipsită de oxigen ; pe măsură ce substanțele organice din oceanul primar erau mai intens consumate de particulele vii primitive tot mai numeroase, viața, abia la începuturile ei, era grav amenințată cu un sfîrșit dramatic datorită crizei de substrat metabolic. Pe această treaptă de evoluție timpurie s-a operat poate primul mare proces de selecție, decisiv pentru triumful vieții pe Pămînt : indivizii care au fost capabili să realizeze performanța mecanismelor pentru asimilația autotrofă au salvat noua formă de mișcare a materiei — viața, iar instalarea autotrofiei a dus la o puternică accelerare a ritmului evoluției care a continuat dihotomic : *autotrofia* și *heterotrofia secundară*, ca răspunsurile cele mai favorabile autoconservării organismelor în anume condiții.

Variabilitatea biochimică privită dincolo de variabilitatea individuală, la un nivel structural superior — de populație sau de biocenoză — s-a delimitat ca obiect al unui domeniu științific de graniță : *ecochimia* (M. Florkin, 1966), sau *ecologia biochimică* (D. Schlee, 1981), termen adoptat în literatura noastră de V. Soran (1982) și Șt. Kiss și M. Drăgan-Bularda (1982). Viziunea noastră asupra ecochimiei relevă două direcții principale referitoare la lumea vegetală : unele căi biochimice adaptative induse în plante de factorii de mediu, pe de o parte, iar pe de altă parte, o serie de interrelații specifice bazate pe metaboliții vegetali (mai ales substanțele organice „secundare") care funcționează în principal ca „semnale" informaționale.

Considerăm că se impune încă o precizare, chiar de la început : adesea este greu să distingem o simplă variație de moment — deci efemeră și re-

versibilă — în desfășurarea unui proces metabolic sub acțiunea unui factor ambiental imediat, care apare ca un stres, de o modificare durabilă față de un factor care se va permanentiza, devenind o caracteristică „obișnuită" a mediului, întreținînd variația apărută. Ne gîndim, deocamdată, pentru exemplificare, la *inducția enzimatică,* proces care are loc în cuprinsul unei singure generații, fără să fie un fenomen genetic, în sensul că, el implică mai degrabă modificări în activitatea genei decît vreo mutație sau selecție (B. C. G o o d w i n, 1976) ; ne referim, de asemenea, la faptul că, există plante fotosintetizante care, în funcție de ambianță, realizează cînd calea C_3, cînd calea C_4 pentru asimilația carbonului ; alte exemple le vom mai întîlni și în procesul absorbției minerale, în modificarea ratei de creștere, a frecvenței antezei* etc.

1. CĂI BIOCHIMICE METABOLICE INDUSE ADAPTATIV ÎN PLANTE DE FACTORII DE MEDIU

Nu am greși dacă am absolutiza ideea că toate procesele metabolice ale plantei sînt în totalitatea lor, sau cel puțin în anumite secvențe ale lanțurilor biochimice, rezultatul unui îndelungat proces evolutiv de adecvare a organismului la condițiile ambientale, încheiat, la un moment dat, cu adaptarea lui la aceste condiții.

Pe planeta Pămînt, factorul ambiental cu cele mai complexe repercusiuni de ordin adaptativ în rîndul viețuitoarelor — plante și animale — este *lumina*, adică regiunea vizibilă din spectrul electromagnetic al radiației solare, foarte îngustă (între aproximativ 390 și 760 nm). Viața a evoluat de fapt adaptîndu-se acestei radiații și, practic, asimilația fotochimică și întregul comportament fotobiotic al plantelor și animalelor — fototropismul, fototaxia, fotoperiodismul și văzul — depind de acest ordin de radiații pentru excitație. Limitele de radiații eficiente pentru fenomenele din comportamentul fotobiologic în regnul vegetal (pe care le vom trata în partea a doua a prezentului material) sînt mai puțin strînse decît cele pentru fotochimie (J. J. W o l k e n, 1975) : pentru fotosinteză și pentru sinteza clorofilei sînt importante radiațiile roșii între 600 și 700 nm ; fotosinteza bacteriană are loc mai ales în roșu, dincolo de 800 nm ; luînd în considerare și pigmenții carotinoidici, fotosinteza corespunde regiunii între 400 și 700 nm — radiația fotosintetic activă (RFA) ; comparativ, pentru fenomenele comportamentului fotobiologic aceste limite se situează între 300 și 950 nm (fig. XXIX.1). Din punct de vedere biochimic mai menționăm o caracteristică interesantă, realizată în decursul evoluției metabolismului : procesele celulare cuantice nu sînt niciodată anabolice (de sinteză) în celula animală, pe cînd în celula vegetală, asemenea procese constituie pivotul întregii „mașinării vitale", avînd ca sursă originară de energie — Soarele, iar ca „tehnică biochimic-biofizică" — bioconversia energiei fotice în energie chimică.

---

* proces morfofiziologic care duce la înflorirea plantelor.

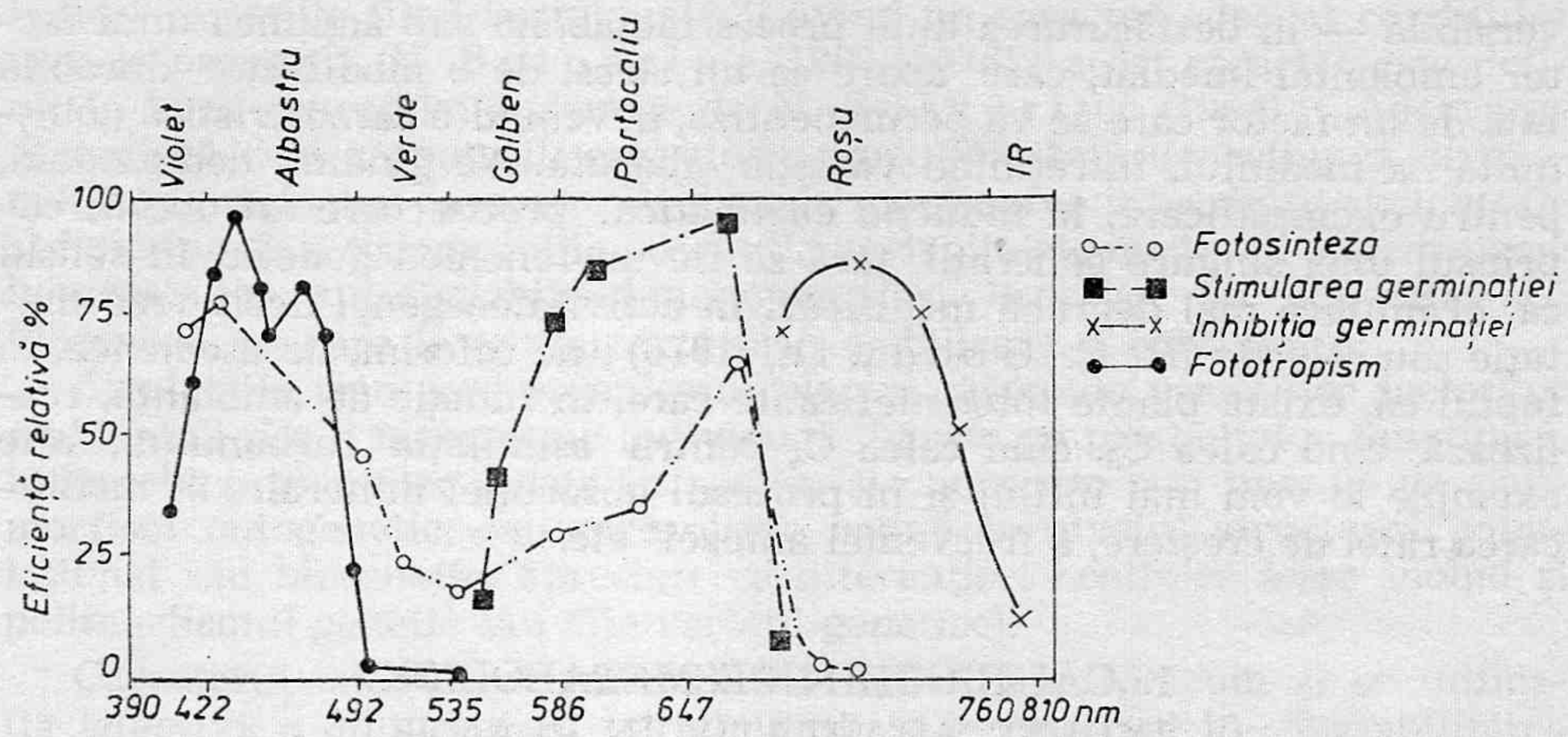


Fig. XXIX.1. Spectrele de acțiune ale principalelor procese fitofiziologice fotochimice (din L. Machlis și J. G. Torrey, 1959).

1.1. Semnificația ecologică adaptativă a tipurilor biochimice de fotosinteză

În ultimele aproape două decenii, s-au înregistrat mari progrese în precizarea reacției aparatului fotosintetic la parametrii climatici diferiți, dintre care importanți sînt, în efectul lor conjugat : lumina, temperatura și umiditatea.

Principalele variații biochimice induse de factorii climatici în privința fotosintezei sînt : substratul de carboxilare și garnitura de enzime active în asimilarea CO_2. Asemenea variații au permis să se diferențieze două mecanisme de asimilare a CO_2, adică de fixare în faza obscură (faza Blackman), cuplată cu fotofaza : a) prin ciclul Calvin sau fotosinteza de tip C_3 și b) pe calea acizilor C_4-dicarboxilici (calea Hatch-Slack) sau fotosinteza de tip C_4. Acest al doilea tip se asociază și cu o diferențiere de ordin anatomic a frunzei : pe lîngă celulele mezofiliene mai mici, care conțin cloroplaste de asemenea mai mărunte și cele mai multe lipsite de amidon, există și celule mai mari din teaca perifasciculară, cu cloroplaste mari, în care se acumulează amidon. Pe de altă parte, tipul C_4 de fotosinteză prezintă ca variantă tipul CAM = „Crassulacean Acid Metabolism", pentru care mersul reacțiilor biochimice corespunde tipului C_4, dar citologic este diferit de acesta, după cum vom arăta în continuare.

În fotosinteza de tip C_3 funcționează ca substrat acceptor pentru CO_2 ribulozodifosfatul (RiDP), iar în ciclul Calvin (M. Calvin și J. A. Bassham, 1962) compusul caracteristic este triozofosfatul. Asimilarea CO_2 pe calea fotosintezei C_4 se realizează prin asocierea activității de sinteză între cele două tipuri de celule clorofiliene — celulele mezofiliene și celulele tecii perifasciculare : în celulele mezofiliene, CO_2 se fixează pe fosfoenolpiruvat (PEP), din a cărui carboxilare rezultă în final malat (la *Zea, Saccharum, Sorghum*) sau aspartat (la *Panicum, Atriplex, Amaranthus*) ; aceștia, difuzînd în celulele tecii perifasciculare, vor constitui un rezervor endogen de CO_2 care prin decarboxilare, va fi eliberat și valorificat în sinteze prin mecanismul ciclului Calvin (fig. XXIX.2).

Tipul de fotosinteză C_4 reprezintă o subtilă adaptare a plantelor la condiții climatice foarte calde și însorite, unde concentrația scăzută

de CO_2 limitează fotosinteza. PEP-carboxilaza posedă o afinitate pronunțat mai ridicată pentru CO_2 decît RiDP-carboxilaza, astfel încît și la cele mai scăzute concentrații de CO_2 în mediu și în țesuturi, bilanțul metabolic se menține totuși pozitiv. Activitatea enzimei este favorabil influențată și de un optim de temperatură pe care îl oferă clima caldă a zonelor la care sînt adaptate plantele C_4-fotosintetizante. În același timp, plantele C_4 pretind dublă cantitate de energie pentru sistemul de reacție al acizilor dicarboxilici, deoarece pentru legarea fiecărei molecule de CO_2 sînt necesare două reacții de fotofosforilare (fig. XXIX.3). Condițiile de mare intensitate de lumină în care trăiesc plantele C_4-fotosintetizante asigură formarea ATP din abundență, printr-o înaltă conversie a luminii, deoarece aceste plante posedă și o capacitate sporită de transport al electronilor și o rezervă de transportori de electroni (plastochinonă, citocrom f, citocrom b_{559}, citocrom b_{563}, feredoxină și probabil ATP-ază) (O. B j ö r k m a n, 1981).

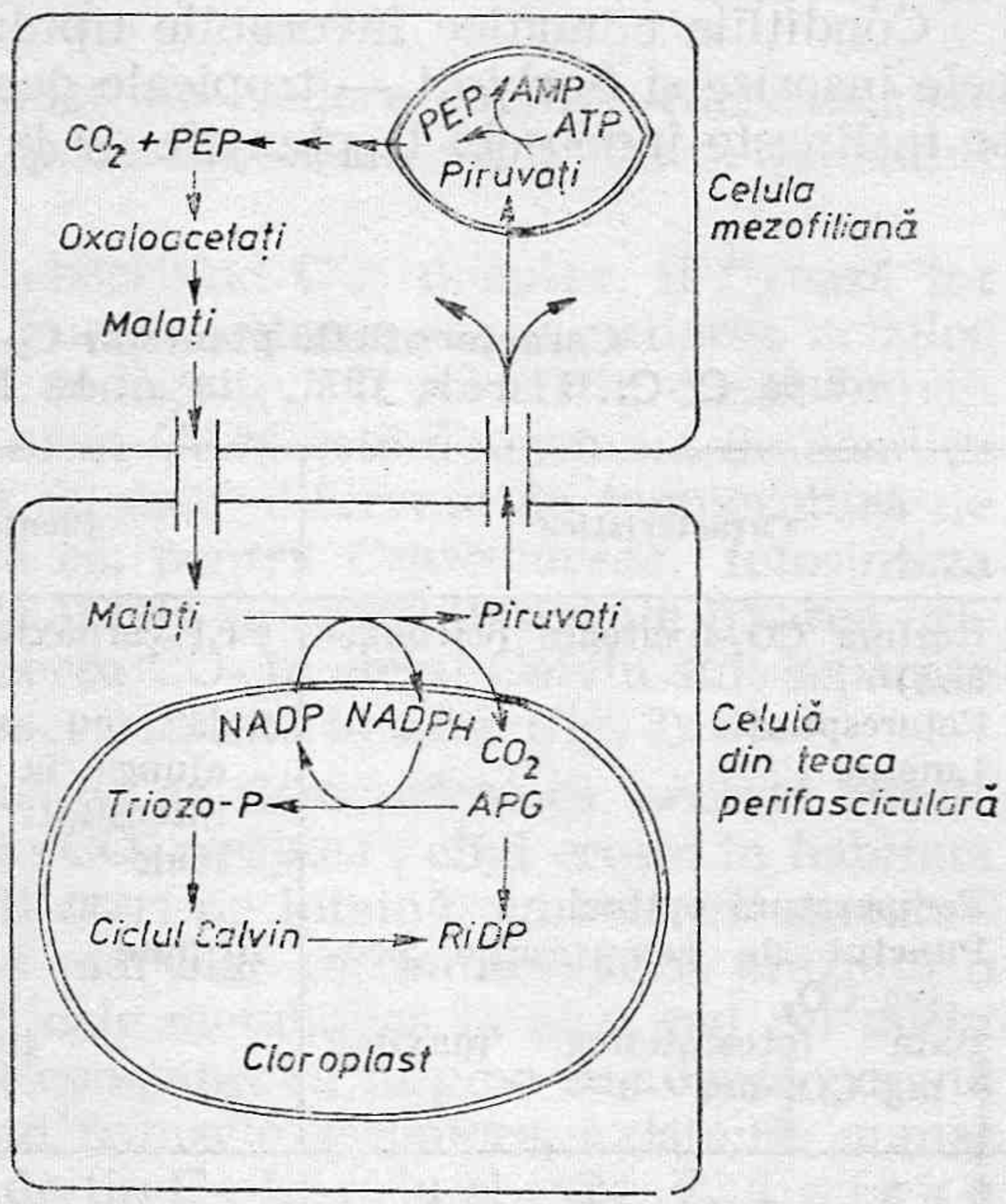


Fig. XXIX.2. Schema relației metabolismului fotosintetic la plantele C_4 — fotosintetizante (parțial după J. W o o l h o u s e, 1978).

Mecanismul de concentrare a CO_2 în plantele C_4 fotosintetizante are consecințe favorabile și asupra respirației pe care o reduce ca intensitate, deși temperatura ridicată a habitatelor populate de aceste plante ar avea tendința să crească rata acestui proces fiziologic. Complexitatea proceselor biochimice implicate în această adaptare rezultă din tabelul XXIX.1.

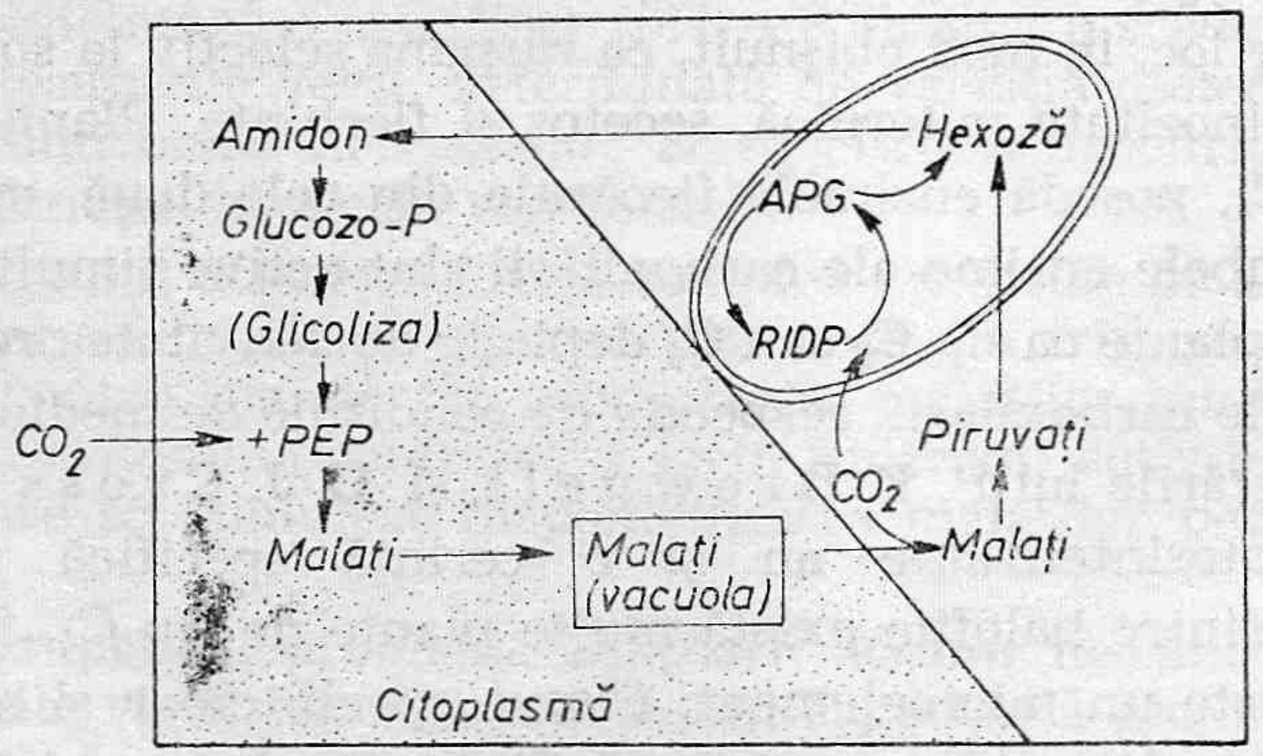


Fig. XXIX.3. Schema compartimentării celulare a procesului fotosintetic în mecanismul CAM (după J. W o o l h o u s e, 1978).

Condițiile climatice favorabile tipului de fotosinteză C_4 sînt, evident, cele însorite și fierbinți — tropicale deci ; într-adevăr acest tip asimilator se întîlnește îndeosebi la plantele de la latitudini mici. Cîteva plante din

Tabelul XXIX.1

Caracteristicile plantelor C_3- și C_4-fotosintetizante
(după C. C. Black, 1971, din A. H. Fitter și R. K. M. Hay, 1981)

Caracteristica	Plante C_4	Plante C_3
Enzima CO_2-fixatoare (carboxilaze)	PEP-carboxilaza	RiDP-carboxilaza
Fotorespirația	nulă sau scăzută	ridicată
Lumina	nu ajunge la saturație la intensități mari normale	saturație la 100—200 Wm^{-2}
Temperatura optimă	30—40°C	10—25°C
Punctul de compensație pentru CO_2	10 ppm	circa 700 ppm
Rata fotosintetică maximă $mg \cdot CO_2 \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$	40	30

zona temperată sînt specii C_4, cum ar fi *Spartina anglica* și *Euphorbia peplis* ; acestea sînt, ambele, specii de litoral marin unde intensitatea luminii este mare. Alte specii din zona temperată, cum ar fi *Jovibarba sobolifera, Sedum acre* și unele specii de *Sempervivum* sînt de tip CAM, fiind plante suculente (A. H. Fitter și R. K. M. Hay, 1981).

Deoarece fotosinteza de tip C_4 a fost descoperită inițial la plantele tropicale și este răspîndită mai ales la acestea, s-a crezut că ea reprezintă o linie evolutivă aparte. Ulterior, însă, s-a dovedit că genul *Atriplex* — ceea ce, de altfel, este valabil și pentru genul *Euphorbia* — cuprinde specii care sînt atît C_3, cît și C_4-fotosintetizante (A. H. Fitter și R. K. M. Hay, 1981). Experimente efectuate cu două specii de *Atriplex* — *A. patula* (C_3) și *A. rosea* (C_4) — și hibrizii lor, care sînt intermediari din toate punctele de vedere (anatomia frunzei, activitatea enzimatică, caracteristicile fotosintezei) între cei doi părinți, au scos în evidență că, fotosinteza C_3 și C_4 sînt strîns legate între ele în sens evolutiv, iar diferențierea are loc, în mod obișnuit, ca răspuns selectiv la solicitările unui mediu cu luminozitate puternică, secetos și fierbinte. Plantele cu ambele tipuri, C_3 și C_4, posedă enzimele fiecăruia din cele două mecanisme ; la plantele C_4 ambele enzime ale carboxilării sînt active simultan. Deci, clasificarea unei plante ca tip C_3 sau C_4 depinde de activitatea relativă a celor două enzime ale carboxilării, respectiv de condițiile de mediu.

După cercetările lui P. F. Brownell și C. J. Crossland (1972), plantele C_4-fotosintetizante au și o cerință specifică pentru Na^+ ; într-adevăr, printre halofite există multe plante de tip C_4, fiindcă pentru acestea Na^+ este un microelement. Cîteva specii, chiar și alge, trec, sub influența unei înalte concentrații de NaCl, la metabolismul C_4 ; de asemenea s-a găsit că plantele C_4 în culturi acvatice cresc mai slab la concentrații foarte scăzute de Na^+ (0,08 mval Na/l) decît la valori mai mari

(0,1 mval Na/l); plantele C_3 nu reacționează la o astfel de diferență de Na^+ în mediul nutritiv.

Unii autori consideră că, din punct de vedere istoric, calea acizilor C_4-dicarboxilici ar trebui înțeleasă, probabil, ca un rudiment al vechiului ciclu reductiv al acidului citric.

Suculentele și semisuculentele, absorbind CO_2 noaptea, îl fixează tot pe PEP prin PEP-carboxilază, iar ziua se petrece decarboxilarea acizilor oxalilacetic și malic și CO_2 eliberat endogen va fi folosit în ciclul Calvin prin RiDP-carboxilază. Acest mecanism CAM este determinat de condiții precare de umiditate în mediu sau de mari diferențe de temperatură de la zi la noapte, ceea ce însemnează că, pentru *Crassulaceae*, fotosinteza corespunde tipului C_4; dar dacă la plantele C_4-fotosintetizante fixarea primară a CO_2 pe PEP și apoi introducerea CO_2 în ciclul Calvin sînt separate spațial, la plantele CAM, separarea aceasta este în timp (fig. 3).

Cercetări cu *Guzmania monostachya* au demonstrat că, această specie absoarbe și fixează mari cantități de CO_2 noaptea; cînd crește în habitate umede, însă epifitic, și la intensități mari de lumină, ambele căi metabolice sînt posibile. Astfel, devine tot mai clar că, multe specii prezintă o mare capacitate de oscilație de la o cale metabolică la alta, sau cel puțin parțial. La planta *Frerea indica* s-a constatat că tulpina suculentă perenă are fotosinteză de tip CAM, pe cînd frunzele sezoniere, existente numai în anotimpul ploios, au fotosinteză de tip C_3. La grîu și ovăz, E. Latzko și colab. (1979) au găsit chiar că, frunzele mature, dezvoltate, desfășoară predominant mecanismul C_3, iar în hipsofilele din spic (glume, palee), precum și în pericarp predominant este mecanismul C_4. O dovadă încă mai grăitoare de capacitatea adaptativă a acestor diferite căi de fixare a CO_2 o constituie posibilitatea de a induce metabolismul CAM la *Mesembryanthemum crystallinum*. Pînă la 7—14 zile de stres pentru apă, activitatea PEP-carboxilazei crește și începe fixarea nocturnă a CO_2, ceea ce s-a constatat că se datorește sintezei *de novo* a enzimei (A. H. Fitter și R. K. M. Hay, 1981). La *Kalanchoe blossfeldiana* alternativa CAM cu C_3-fotosinteză este imprimată de condițiile de fotoperiodism diferit: la zi lungă, fixarea CO_2 se face prin RiDP-carboxilază și rezultă zaharuri solubile, pe cînd în condiții de zi scurtă, fixarea se face prin PEP-carboxilază și se acumulează amidon.

La *Crassulaceae*, bilanțul de apă este întreținut și de metabolismul acid; se observă la aceste plante o ritmicitate diurnă a acidității celulare: noaptea se înregistrează o acidifiere ($pH \rightarrow 3,8$), ziua o scădere a acidității ($pH \rightarrow 5,6$) la țesuturile verzi, determinată de variația nictemerală a concentrației acidului malic în vacuolă; acizii citric și izocitric pot seconda acest ritm, în funcție de specia vegetală.

Reglajul ritmului acid este foarte complex: se poate modifica activitatea unor enzime carboxilante și decarboxilante. La frig, scade afinitatea malatenzimei pentru malați, iar acumularea malaților inhibă (allosteric) PEP-carboxilaza. Lumina controlează (prin fitocrom) activitatea PEP-carboxilazei și pare să stimuleze disponibilitatea malaților pentru malatenzimă.

Semnificativ pentru problema adaptării acestor mecanisme ale plantelor la condițiile vieții terestre este faptul că, această oscilație circadiană a fost asimilată de către plantă ca o componentă interioară, constituind „ceasornicul fiziologic“ care influențează activitatea enzimatică implicată în acest reglaj.

Fotosinteza de tip CAM a fost identificată și în alte plante decît suculente ; M. K l u g e (1981) o găsește la planta acvatică submersă *Isoëtes storkii* (dar și la alte specii ale genului), ca un caz de evoluție convergentă.

La unele specii de alge : la *Phaeodactylum tricornutum* și *Skeletonema costatum* (diatomee) și la *Dunaliella tertiolecta* (cloroficee), J. M o r r i s și colab. (1978) au pus în evidență coexistența și funcționarea ambelor enzime de carboxilare ; la *Dunaliella* se modifică predominanța uneia sau alteia după ciclul de dezvoltare, astfel :

— la mijlocul fazei exponențiale de creștere (este necesară fotosinteză mai activă) : RiDP-carboxilază/PEP-carboxilază > 1 ;

— la finele fazei exponențiale de creștere (fotosinteza este mai lentă) : RiDP-carboxilază/PEP-carboxilază < 1.

1.2. Variații ale fotosistemelor

În exploatarea adecvată a mediului înconjurător, plantele în general, algele îndeosebi, posedă mecanisme adaptative bazate pe compoziția în pigmenți asimilatori, dintre care adaptarea cromatică a algelor în mediul acvatic este calea cea mai bine și mai demult cunoscută.

Încă la finele secolului trecut (1883), F. W. E n g e l m a n n considera adaptarea cromatică pe care a descoperit-o ca o ajustare a organismelor la calitatea luminii dominante în biotop. Zonarea pe verticală a algelor în mediul acvatic a fost posibilă datorită capacității diferitelor încrengături de alge de a sintetiza pigmenții ficobilinici (ficoeritrina și ficocianina) sau unii carotinoizi (fucoxantina), cu maxime de absorbție a radiațiilor luminoase la lungimi de undă mai scurte și mai penetrante în masa de apă decît radiațiile roșii. Astfel, distribuția algelor pe verticală în ordinea : alge verzi, alge brune și diatomee și alge roșii este foarte evident corelată cu pigmentul asimilator accesoriu specific și cu adîncimea pînă la care străbat radiațiile luminoase în funcție de lungimea de undă (fig. XXIX.4). Clorofilele algelor verzi absorb radiațiile roșii-portocalii ; fucoxantina are maximul de absorbție în verde-gălbui, iar algele roșii au această absorbție maximă în albastru-verzui. Aceasta este o adaptare cromatică cenotică sau filogenetică și se deosebește de ceea ce N. G a i d u k o v (1902) semnalase ca variații ale conținutului de pigmenți al celulei, induse de regimul de lumină ; acestea constituie o adaptare cromatică celulară sau ontogenetică (J. G. K o h l și A. N i k l i s c h, 1981).

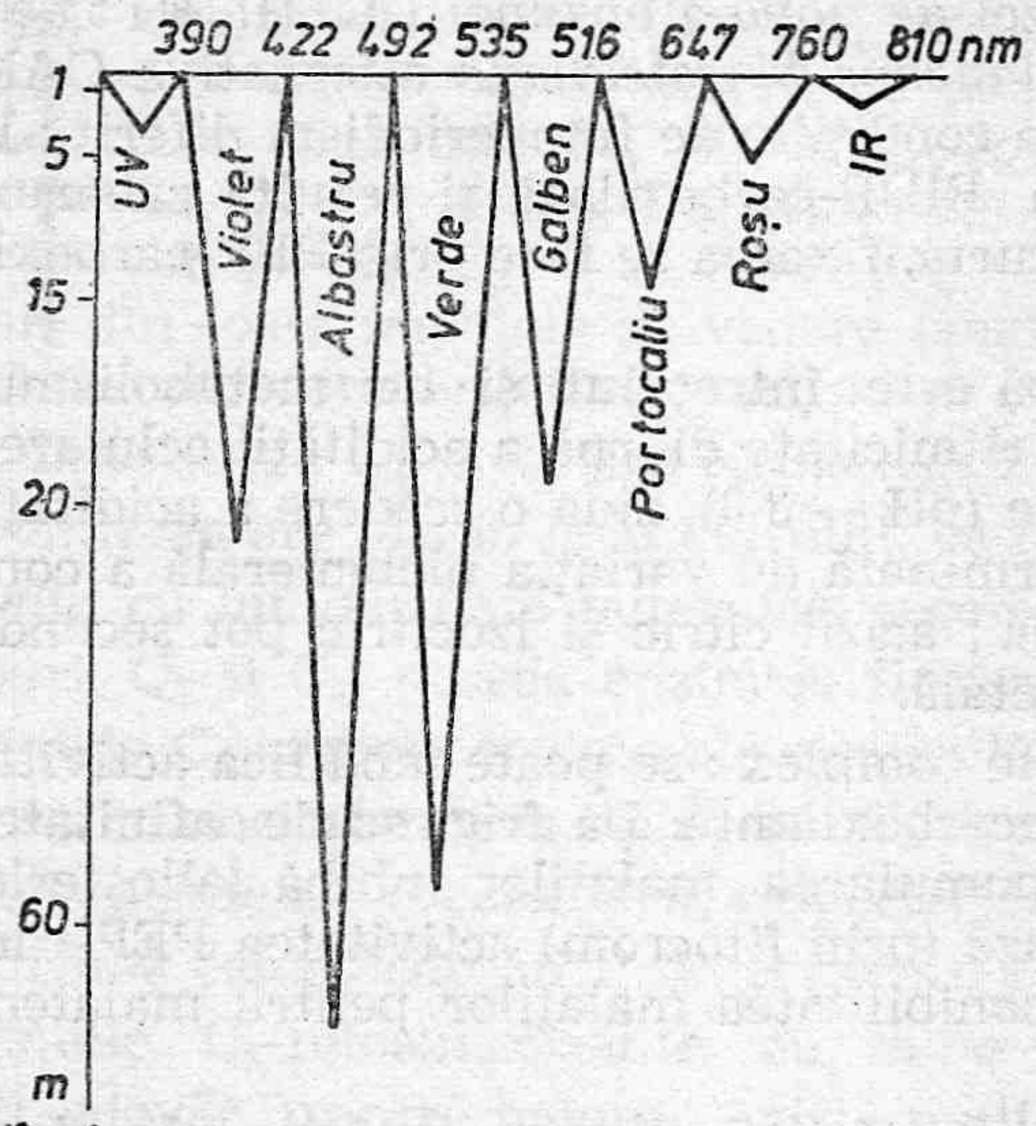


Fig. XXIX.4. Penetrabilitatea selectivă a radiațiilor cu lungime de undă diferită din spectrul solar în mediul acvatic (după J. J. M e u s y, 1977).

Pentru a nu ne abate de la subiect, nu vom trata aici adaptările de ordin structural-anatomic, uneori spectaculoase, ale aparatului fotosintetic, ci ne vom menține exclusiv la modificări de ordin biochimic determinate de variații ale condițiilor de mediu ambiant al plantelor. În această privință, E. G. J ő r g e n s e n (1977) apreciază că, în cazul algelor, adaptarea lor fiziologică la intensități de lumină diferite se realizează pe trei căi :

— prin schimbări ale conținutului cantitativ, precum și ale raportului dintre pigmenții asimilatori — ex. *Chlorella ;*

— prin modificări ale cantității enzimelor implicate în fotosinteză — ex. *Cyclotella ;*

— prin modificări fie ale pigmenților asimilatori, fie ale enzimelor fotosintezei — ex. *Skeletonema,* în funcție de calitatea luminii, și anume :

a) la iluminare cu lămpi incandescente, adaptarea este de tip *Cyclotella ;*

b) la iluminare fluorescentă adaptarea este de tip *Chlorella.*

A. M e l i s și G. W. H a r v e y (1981) determină mai mulți parametri legați de pigmenții asimilatori și de transportorii de electroni la plante cultivate în sere iluminate cu lămpi fluorescente, respectiv incandescente (tab. XXIX.2).

Tabelul XXIX.2

Variații ale conținutului pigmenților asimilatori și ale transporturilor de electroni în condiții de seră la *Pisum sativum*

Compuși	În seră cu lumină naturală	Cu lămpi fluorescente	Cu lămpi incandescente
clf *a*/clf *b*	2,50±0,05	2,96±0,05	2,64±0,05
plastochinonă (Q)*	0,42±0,06	0,40±0,06	0,49±0,06
P_{700}**	0,23±0,01	0,22±0,01	0,17±0,01
Q/P_{700}	1,83	1,82	2,83

* μmol/100 μmol clorofile (a + b) ;

** lumina lămpilor fluorescente este deficitară în radiații roșu îndepărtat, iar a celor incandescente este bogată în aceleași radiații.

La plantele de lumină găsim și o cantitate de clorofilă/cloroplast mai mică, pe cînd la plantele de umbră același raport este mai mare ; la acestea din urmă, raportul clorofilă *a*/clorofilă *b* este mai mic, iar PS_{II} este mai numeros decît PS_I.

Temperatura excesivă a mediului poate acționa asupra complexului clorofilă-proteină din membranele tilacoidale, pe care îl disociază, afectînd totodată și complexul lipoproteic din structura acestor membrane, întrucît aclimatizarea la temperaturi mai ridicate implică scăderea fluidității lipidelor din structurile membranare prin scăderea numărului de legături nesaturate ale acizilor grași constituenți ai lipidelor.

La speciile de plante alpine, precum și în condiții de stres prin secetă și luminozitate puternică, s-a înregistrat o inducție a sintezei pigmenților antocianici în frunze (W. D. B i l l i n g s și H. A. M o o n e y, 1968 ; R. M. K l e i n, 1978). Combinația cromatică a acestor pigmenți roșii cu verdele clorofilei conferă frunzelor o culoare purpurie întunecată pînă la

negru, astfel încît frunzele pot absorbi o cantitate mai mare din radiația solară incidentă decît frunzele verzi, ceea ce asigură plantelor o încălzire consistent superioară față de atmosfera ambiantă ; cînd această bogată pigmentație întunecată se asociază cu comunități vegetale în „perini", în preajma plantelor se realizează un plus de 1—12°C față de restul atmosferei, cum s-a înregistrat de exemplu, la altitudinea de 3 800 m în Colorado (W. Franquillini, 1964). Datorită acestor temperaturi ridicate realizate în comunitățile de plante prin sinteza glicozizilor antocianici se extinde perioada de vegetație și se accelerează creșterea și dezvoltarea plantelor.

1.3. Alternative ale căilor biochimice în energeză

La plantele care vegetează în biotopuri înmlăștinite întîlnim o evoluție de tip „amfibiu" : s-a dezvoltat un catabolism glucidic atît semi-anaerob, cît și aerob, într-un fel de coevoluție ecologică și biochimică cu reptilele acvatice, păsările acvatice și mamiferele acvatice. În condițiile de anoxie se întîrzie transferul de protoni și se reduce consumul de energie (sub formă de ATP) în comparație cu condițiile aerobe, iar metabolismul glucidic este reglat, prin adaptare biochimică, de așa manieră încît, planta să dispună de suficiente rezerve de glucide pentru oxidările anaerobe.

Respirația plantelor de mlaștini este adaptată la concentrații mici de oxigen, după cum s-a demonstrat la *Schoenoplectus lacustris* (R. Brändle, 1980, cit. D. Schlee, 1981). În funcție de mecanismul de adaptare biochimică, variază produsul final al glicolizei și, din acest punct de vedere, distingem trei tipuri principale de respirație la plantele palustre (fig. XXIX.5) :

— la *Iris pseudacorus*, PEP rezultat din glicoliză va forma acidul shikimic, care se va acumula ;

— la *Juncus effusus*, excesul de acid piruvic este transformat în acid oxalic, apoi acid malic, prin aceasta se evită formarea și acumularea etanolului (toxic) ;

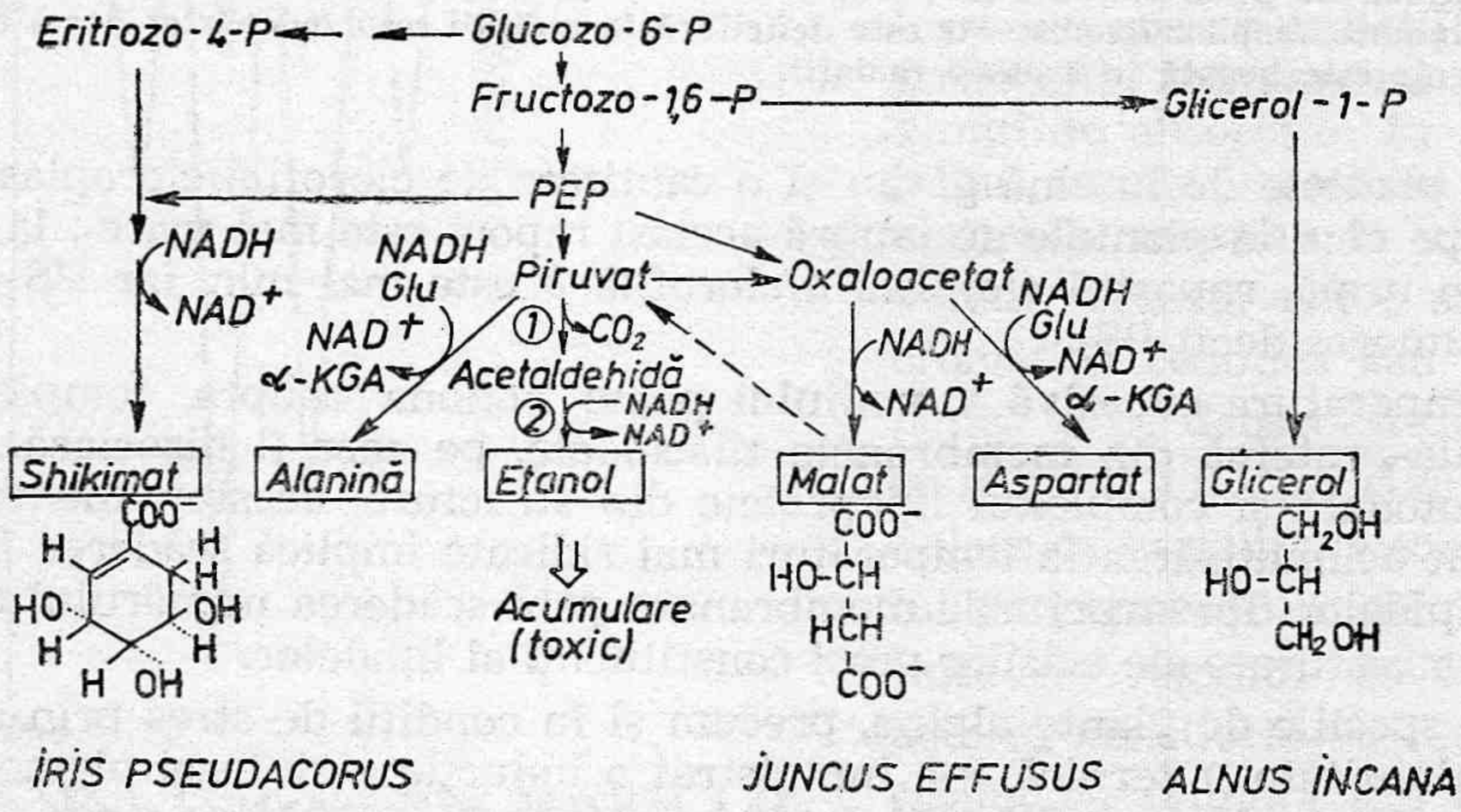


Fig. XXIX.5. Adaptări biochimice ale metabolismului carbonului la diferite plante în condiții aerobe și semi-anaerobe (după D. Schlee, 1981).

— la *Alnus incana*, devierea cursului glicolizei se petrece la faza de fructozo-1,5-difosfat din care va rezulta, în final, glicerolul.

La plantele sensibile la condiții de anoxie pe terenuri înmlăștinite sau la inundații accidentale, de la PEP se ajunge la acid piruvic, care este decarboxilat la aldehidă acetică ; prezența acesteia induce activitatea unei alcool dehidrogenaze datorită căreia glicoliza se încheie cu biosinteza etanolului, un produs toxic pentru celulă, prin care se produce asfixierea ei.

1.4. Metabolismul mineral. Strategii în absorbția minerală

Toate plantele verzi necesită același set fundamental de elemente minerale, iar diferitele elemente sînt întrebuințate de diferitele plante, în esență, în mod similar. Una sau două grupe au cerințe particulare, așa cum este pretenția pentru cobalt la leguminoasele care trăiesc în simbioză cu bacteriile din genul *Rhizobium*, fixatoare de N_2 ; sau pretenția pentru sodiu ca microelement la plantele care posedă calea C_4 — fotosintetizantă (P. F. Brownell și C. J. Crossland, 1972) și la unele plante din mlaștini sărate și din deșerturi sărate.

Toate plantele posedă mecanisme pentru absorbția ionilor prin membranele celulare, sau pentru acumularea lor în celule la valori care depășesc de cîteva ori pe cele din mediu. La rîndul său, mediul ambiant (solul sau mediul acvatic) pune la dispoziția plantelor nutrienții minerali în cantitate și în proporții foarte variabile în spațiu și timp ; din acest motiv, răspunsul plantei la aprovizionarea cu săruri minerale din mediu este foarte complex și se exprimă prin producția plantei, prin rata de creștere și prin procentul de nutrienți din țesuturi. În ceea ce privesc adaptările biochimice, ele se manifestă într-un fel caracteristic și diferențiat după grupele ecologice de plante.

Unele plante pot tolera cantități excesive dintr-un element, ca de exemplu plantele nitrofile, cum sînt *Chenopodium rubrum*, *Urtica urens* și alte plante ruderale.

Alte plante acumulează cantități mari din unele elemente minerale, care, chiar dacă nu au vreo funcție metabolică, pot avea importante semnificații ecologice ; astfel unele specii de *Astragalus* acumulează seleniu, iar gramineele — siliciu. Seleniul acumulat intens în celule este metabolizat în proteosinteză ; îndeosebi în speciile de *Astragalus* din America de Nord, ca și *Neptunia amplexicaulis* și *Stanleya primata* din Asia Centrală și Africa, includ seleniul în selenocistationină sau în aminoacizi liberi și neproteici : metilselenocisteină și selenohomocisteină ; sub aceste forme sînt apoi secretați în vacuolă (D. Schlee 1981) (fig. XXIX.6).

La *Scabiosa columbaria* s-a găsit că planta poate depozita o foarte mare cantitate de fosfat anorganic, mărindu-și șansele de supraviețuire dacă ar scădea vreodată aprovizionarea ei cu fosfor.

Pentru absorbția și metabolizarea azotului din azotați intervine un reglaj enzimatic complex. Azotații absorbiți în plantă sînt reduși la amoniu cu participarea a două enzime asociate : nitratreductaza, care reduce NO_3^- la NO_2^- și nitritreductaza care reduce, în continuare, NO_2^- la NH_4^+. Reducerea se petrece fie în tulpină, fie în rădăcină, în funcție de specie ; enzimele sînt induse de substrat. Cînd o plantă absoarbe azotații, conținutul nitratreductazei în țesuturi este proporțional cu concentrația azotaților din soluția solului. Dacă se aplică însă îngrășăminte cu azotați, atunci activitatea nitratreductazei se modifică în mai puțin de 24 ore (R. C. Long și W. G. Woltz, 1972), pe cînd, în absența substratului, enzima existentă

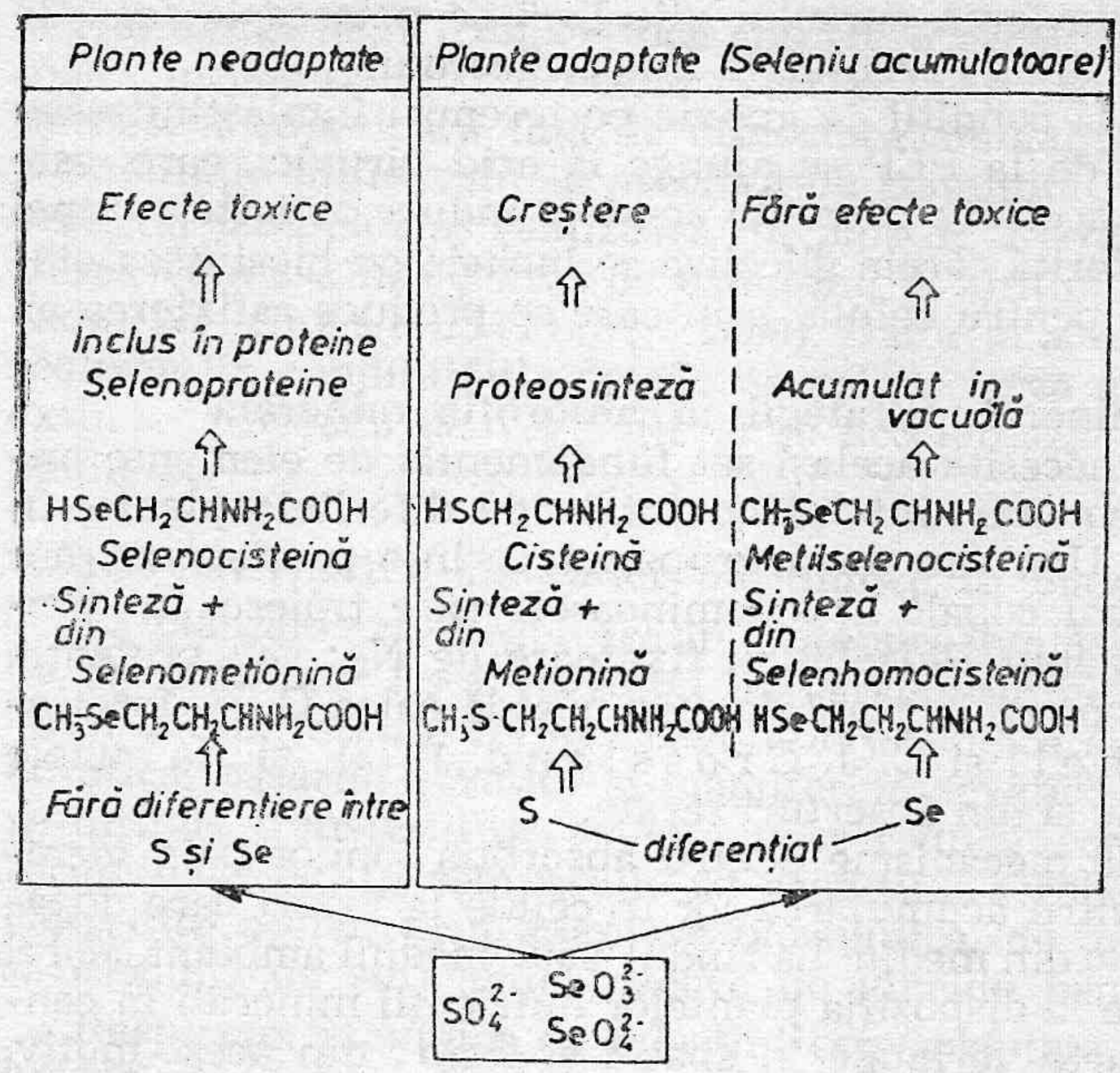


Fig. XXIX.6. Adaptări biochimice în creșterea pe sol care conține seleniu (după D. Schlee, 1981).

este rapid degradată de o enzimă inactivatoare, cel puțin la rădăcinile de porumb (W. W. Wallace, 1973). Prin urmare, planta nu reține enzima non-operațională, dar fluctuațiile conținutului de nitratreductază pot afecta absorbția azotaților prin faptul că produc fluctuații ale conținutului în nitrați (H. Doddema și colab., 1979). Aceasta este o constatare importantă, deoarece activitatea nitratreductazei depinde nu numai de concentrația de azotați, ci și de lumină — cel puțin în frunze — pentru producerea energiei fotosintetice și de molibden drept cofactor. Implicația luminii explică, probabil, evoluția ritmicității în activitatea nitratreductazei la unele plante, cum este *Anthriscus sylvestris* (P. Janiesch, 1973), la care activitatea de vîrf este la amiază. Absorbția azotaților este, astfel, controlată de o serie de factori de mediu.

Există specii de plante care prezintă o deosebit de înaltă activitate a nitratreductazei (*Beta, Atriplex hastata*), iar la altele activitatea enzimatică este foarte scăzută (*Festuca rubra, Triglochin maritima*), din care rezultă posibilitatea ca adaptarea ecologică a plantelor să se bazeze, din punct de vedere biochimic, pe diferențele în activitatea nitratreductazei. Într-adevăr, la unele specii, mai ales dintre *Ericaceae*, caracteristice pentru soluri acide unde nitrificația este inhibată și sursa principală pentru azot este NH_4^+, nu se produce deloc nitratreductază (M. A. Dirr și colab., 1973). Mai mult decît atît, la plantele din locuri acide nu numai că s-a înregistrat, în condiții de cîmp, o activitate enzimatică mai slabă decît la cele de pe soluri calcaroase și neutre, ci de asemenea, în multe cazuri, se realizează un maxim mai scăzut al activității după inducție (D. C. Havill și colab., 1974). În privința activității nitratreductazei, plantele se pot divide în trei grupe :

— specii din locuri bogate în azotați, cum este *Urtica dioica* ;

— un grup intermediar cu specii calcicole, avînd o activitatea enzimatică mai intensă decît speciile calcifuge ;

— specii de pe soluri turboase, înmlăștinite, unde nivelul azotaților în sol este neglijabil, iar în plante nitratreductaza lipsește cu totul.

Acest fenomen al adaptabilității enzimatice la fluctuațiile calității mediului ilustrează plasticitatea răspunsurilor metabolice ale plantelor, precum și faptul că, speciile expuse consecvent unei ambianțe de o anumită calitate dobîndesc diferențe genetice stabile ; s-a descoperit de exemplu că, diferențe relativ mici între activitatea nitratreductazelor de la două genotipuri diferite ca *Lolium perenne* și *L. multiflorum* sînt moștenite (P. J. G o o d m a n și colab., 1974).

Adaptarea extremă a plantelor din mlaștinile oligotrofe, sărace în azot absorbabil, o reprezintă plantele carnivore (*Drosera, Pinguicula*), care își suplimentează aportul precar de azot din sol cu insectele capturate pe care le digeră extracelular prin proteaze adecvate, apoi absorb compușii cu azot rezultați din această hidroliză.

La cianoficee *(Anabaena catenula),* se semnalează un „paradox" al înmulțirii mai abundente cînd substanțele minerale de care dispun în mediu sînt mai sărace ; „paradoxul" se explică prin următoarele : în condiții precare de nutriție minerală, celelalte alge nu se dezvoltă sau se dezvoltă slab, deci cianoficeele nu sînt concurate ; totodată ele nu sînt consumate de erbivore și autoliza lor este mai lentă, iar necesarul de elemente biogene și-l asigură prin reutilizarea unora din compușii organici sintetizați, care le conțin (P din volutină, N din ficocianină, cianoficină) (L. H a j d u, 1977) ; dealtfel, unele cianoficee posedă și mecanismul pentru asimilarea azotului molecular.

2. INTERRELAȚII BIOCHIMICE SPECIFICE STABILITE ADAPTATIV

Fenomenul de adaptare la nivelul comunităților îmbracă forme mult mai complexe decît la nivelul indivizilor, poate pentru că, întemeindu-se pe interrelații specifice, necesită un grad de variabilitate mai avansat, care se adresează unui complet de caractere în interdependență multiplă. În competiția pentru lumină, pentru apă și pentru elementele minerale asimilabile din același habitat, evoluția comunității vegetale a operat prin strategii variate :

— prin avantajele create acelor specii care se bucură de o creștere în înălțime mai rapidă, sau acelora care au o expansiune laterală mai activă (prin stoloni sau rizomi) sau, în fine, acelora care au capacitatea de regenerare (după pășunat, cosit etc.) mai mare ;

— prin eșalonarea perioadelor de activitate fiziologică după anotimpuri (cazul ierburilor vernale sau al celor estivale din parterul pădurii etc.) ;

— prin mecanisme reglatoare ale fecundității : cantitatea de semințe produse de o specie, aptitudinea lor pentru diseminare, durata puterii de germinație etc.

Parte — și nu cea mai mică — din aceste strategii fiziologice au la bază, în intimitatea procesului, produși biochimici, dintre care pe primul loc se situează substanțele metabolice „secundare", numite astfel de K. M o t h e s (cit. K. P a e c h, 1950) deoarece rezultă pe căi colaterale în cursul asimilației plantelor și reconsiderate din punct de vedere ecofizio-

logic de J. B. Harborne (1977), de G. J. Krauss și J. Miersch (1979) și alții.

În esență, aceste interrelații specifice cu caracter adaptativ ar putea fi grupate, după opinia lui A. H. Fitter și R. K. M. Hay (1981), în : competiție pentru resursele vitale (din care am citat mai sus), prădare și parazitism, asociații bazate pe mutualism (simbioze) și relații alelopatice. În competiția pentru resursele vitale, plantele răspund mai ales prin modificări morfogenetice (de ex. fotomorfozele).

2.1. Interrelații biochimice în cazurile de prădare și parazitism

Variațiile adaptative ale plantelor atacate de prădători și paraziți sînt reacții de apărare care, în puține cazuri, constau din modificări de ordin anatomic (de ex. spini, sau depunere de substanțe dure și necomestibile, ca silice, rășini etc. în membranele celulelor epidermice) ; în majoritatea cazurilor, însă, modificările sînt niște „strategii“ de apărare biochimică (J. Harborne, 1977).

După A. H. Fitter și R. K. M. Hay (1981) se diferențiază mai multe alternative pentru tactica de apărare ; în primul rînd, pentru că produsul metabolic toxic, în doza în care ar fi eficient ar putea fi, totodată și autotoxic. Din acest motiv, toxinele sînt cantonate în celulele plantelor atacate, în membrana celulară și în vacuole, constituenți celulari care sînt slab implicați în metabolism. Într-o altă variantă, există doi componenți (de obicei un glicozid și glicozidaza corespunzătoare), fiecare inofensiv cînd sînt separați, dar dacă se amestecă, rezultă o toxină ; acești doi compuși sînt distribuiți în compartimente celulare izolate topografic. În sfîrșit, într-o a treia variantă, au apărut organe specializate, mai ales peri glandulari a căror funcție distinctă este înmagazinarea și excreția toxinelor. O dezvoltare dusă la extrem se întîlnește pe fața superioară a frunzelor de roua cerului *(Drosera)*, unde perii glandulari secretă enzime digestive, încît un mecanism defensiv evoluează într-unul ofensiv.

Recent s-a descoperit o categorie de compuși larg răspîndiți, care ar putea avea o semnificație importantă : sînt lectinele, substanțe de natură glucoproteică, găsite în floem, cărora li s-a căutat cu insistență un rol în transportul asimilatelor ; ori se pare că ele dezvoltă un mecanism de apărare împotriva unor patogeni în floemul foarte vulnerabil (C. Gietl și colab., 1979).

Multe plante produc taninuri, substanțe în prezența cărora precipită proteinele, de unde funcția lor de substanțe de apărare. Astfel frunzele de stejar *(Quercus robur)* conțin peste 5% taninuri la greutatea lor din septembrie, fapt semnificativ pentru a reduce rata creșterii larvelor de *Operophtera brumata* pe perioada de iarnă.

În evoluția lor, plantele au „optat“ pentru elaborarea unor compuși care să manifeste efecte toxice specifice asupra prădătorilor lor și a paraziților ; seria mecanismelor este largă, variind de la acumularea acizilor organici care face să scadă *p*H-ul celular — ceea ce explică, probabil, imunitatea speciilor de *Oxalis* la atacul *cuscutei* — pînă la o gamă foarte variată de glicozizi, aminoacizi neproteici, terpene, alcaloizi, mimanți ai hormonilor și alții (J. Harborne, 1977).

Semnificativ este faptul că, deși respectivii compuși sînt în mod curent toxici pentru foarte multe organisme, totuși specii izolate de erbivore sau paraziți se pot adapta în timp pentru a consuma cîte o specie vegetală sau un grup de specii, dar sînt incapabile să tolereze toxinele

altor specii. Ne limităm la un singur exemplu în acest sens : fluturele *Papilio polyxenes,* care consumă în mod normal frunzele multor specii de *Apiaceae,* devine incapabil să se dezvolte complet consumînd frunze de țelină *(Apium graveolens)* cultivate în soluție cu sinigrină, glicozid caracteristic *Brassicaceae-lor.* Sinigrina este însă, în același timp, un atractant specific pentru consumatorii adaptați la *Brassicaceae,* deoarece aceștia o detoxifică.

P. F e e n y (1977) afirmă că, deturnarea funcțiilor metabolice primare ale plantei — și anume, sinteza rezervelor pentru reproducere — spre elaborarea compușilor chimici de apărare se face cu cheltuială metabolică, ori unul din principalii factori de selecție în acest context trebuie să opereze pentru a reduce la maxim această cheltuială. Așa se interpretează faptul că, speciile longivive, ajunse la climax*, cum este stejarul, poate uza cu eficiență de un asemenea mecanism pe care îl induce dozat sezonier, pe cînd specii încă „fugare" se dezvoltă pe o economie metabolică în producerea de toxine. Se consideră că majoritatea plantelor de cultură anuale sînt descendente din asemenea specii cu stabilitate slabă în timp și spațiu, sînt deci mai „fugare", iar cultivate în monoculturi, ele au devenit deosebit de vulnerabile la atacul dăunătorilor care pot detoxifica sistemele lor de apărare slabă. La floarea-soarelui, din această cauză găsim o inducție încă mai severă decît la stejar, în privința elaborării acidului clorogenic ca răspuns de apărare la stresul fizic al mediului ambiant, știind că, asemenea stări de stres scad rezistența plantelor la atacul dăunătorilor. La multe plante cu leziuni fizice s-a constatat că se produc inhibitori ai proteazelor, ceea ce conferă protecție restului plantei, limitînd leziunea.

Cînd atacul parazitar este sistemic, însă, planta este capabilă să preîntîmpine infecția, în special în cazul ciupercilor fitopatogene al căror miceliu se dezvoltă străbătînd țesuturile. Rezistența plantelor la ciupercile parazite se realizează adesea cu multă subtilitate adaptativă, prin fenomenul de hipersensibilitate a celulelor din vecinătatea punctului de infecție, încît ele mor ; în aceste celule muribunde se acumulează fitoalexinele — produși chimici metabolici care inhibă creșterea miceliului și a căror acumulare este indusă tocmai prin infecția fungică și necroza celulelor (B. J. D e v e r a l l, 1977). Mecanismul citat mai este oarecum discutat în literatură, dar A. H. F i t t e r și R. K. M. H a y (1981) îl argumentează prin constatarea că, producția de fitoalexine intră în declin după ce s-a instalat infecția sistemică, iar ciupercile parazite sînt capabile adesea să le detoxifice, fapte care sugerează că fitoalexinele sînt într-adevăr o formă de apărare biochimică indusă, fiind un răspuns fiziologic-metabolic preventiv la un atac parazitar. Comportamentul ciupercilor fitopatogene este foarte strict specific ; de exemplu cînd ciuperca *Botrytis fabae* atacă frunzele de bob, ea provoacă la început mici pete brunii de țesut necrotic — este reacția de hipersensibilitate, despre care am vorbit. O fitoalexină se acumulează în aceste pete, dar ciuperca reduce substanța la o formă mai puțin activă și crește mai departe prin țesutul viu al frunzei, producînd infecția sistemică. Dimpotrivă, *B. cynerea,* o ciupercă necrotrofă mult mai puțin specifică, nu este capabilă să reducă fitoalexina și nici să crească prin țesutul necrotic spre celulele vii.

---

* Stadiul final al evoluției naturale a unei formații vegetale.

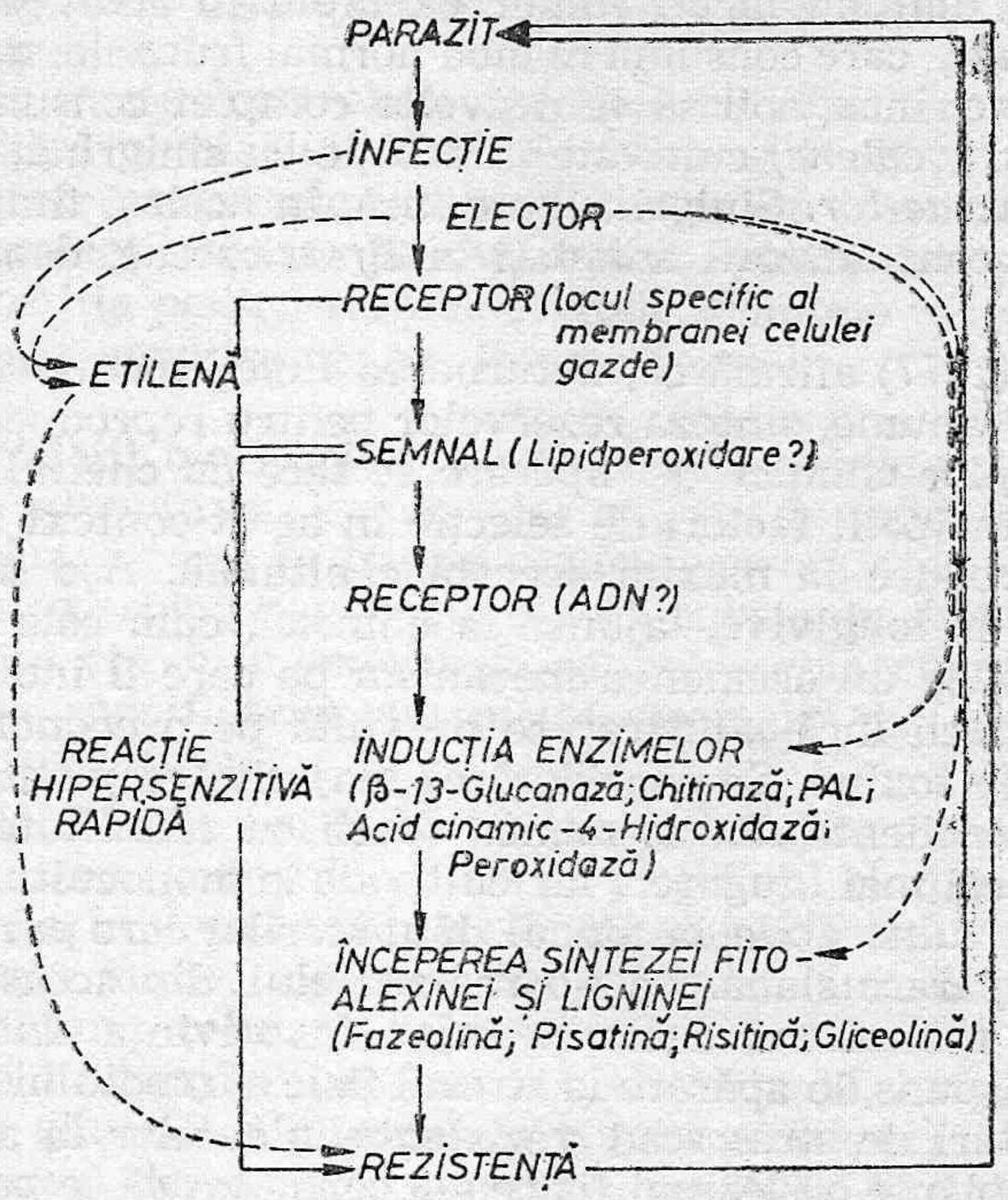


Fig. XXIX.7. Schema relațiilor biochimice ale parazitismului (după I. Paradies și E. F. Elstner, 1980).

Rezistența organismelor la paraziți este interpretată de I. Paradies și E. F. Elstner (1980) ca o reacție de „recunoaștere" a atacului parazitar, semnalul fiind de ordin biochimic — biosinteza etilenei, prin care se induce apoi sinteza fitoalexinelor (fig. XXIX.7).

2.2. Relații de mutualism în simbioză

Stabilite pe parcursul evoluției, aceste relații pretind o adaptare suplă între parteneri, cu grade de reciprocitate variind de la numai o fină nuanță distinctivă de parazitism pînă la o contopire funcțională și structurală foarte avansată, obligatorie și permanentă.

Interrelația simbiotică este fundamentală în primul rînd pe un schimb de produși metabolici nutritivi strict necesari de ambele părți. Neajunsurile metabolismului luat individual la cei doi parteneri sînt „corectate" prin simbioză — de exemplu metabolizarea precară a azotului la leguminoase este rezolvată prin simbioza cu *Rhizobium*, iar pentru acesta din urmă, heterotrofia pentru carbon este satisfăcută prin fotosinteza speciei de leguminoase. Considerăm aceasta ca un mod particular de „ajustare" a metabolismului la cerințele fiziologice ale individului, nu printr-o modificare a mecanismului biochimic, ci printr-o asociere de specii cu caracteristici biologice foarte diferite și care devin complementare între ele.

2.3. Relații alelopatice

Fenomenul de alelopatie descoperit și denumit de H. Molisch în 1937, studiat minuțios și sistematic de G. Grümmer (1955), E. L. Rice (1974), A. M. Grodzinsky (1981) și alții, reprezintă în esență produc-

ția de substanțe chimice de către unele plante, care eliminate în mediu au efecte dăunătoare asupra altor plante. Problema a fost supusă unor discuții critice de unii autori care nu voiau să vadă în manifestarea unor efecte nefavorabile provocate de unele specii asupra altora decît o simplă concurență pentru factorii de mediu condiționali pentru vegetație. Totuși experimente efectuate în cîmp, cu plante între care există relații ecologice naturale (acestea au fost aspecte contestabile ale experimentelor de laborator cu plante care în natură nu se asociază), au demonstrat că relațiile alelopatice sînt reale și că se datoresc îndeosebi exudatelor radiculare și emanațiilor volatile foliare și caulinare. Astfel s-a găsit că *Salvia leucophylla* și *Artemisia californica* eliminînd o serie de terpene (α-pinen, β-pinen, camfen, cineol și camfor) inhibă creșterea unor graminee spontane ca *Festuca megalura, Bromus* sp. și *Stipa pulchra,* ca și a unor plante de cultură testate (castravetele). Mai mult decît atît, s-a constatat că terpenele se adsorb pe particulele solului și rămîn toxice cel puțin încă două luni. Alți autori citează specii ca *Mercurialis perennis* și *Allium ursinum,* dar putem adăuga încă multe altele, de exemplu *Asarum europaeum,* care tind să formeze populații monospecifice, eliminînd orice altă specie din preajmă. Nu vom expune aici această problemă decît în aspectele ei contingente cu variațiile adaptative ale diferitelor specii. Relațiile alelopatice sînt însă mult mai complexe.

Ținînd seama de experimentele întreprinse de E. I. Newman și A. D. Rovira (1975) cu opt specii de plante spontane, constatăm că poate fi afectată producția acestor plante, ceea ce explică modul în care se asociază aceste specii în natură (tab. XXIX.3).

Tabelul XXIX.3

Efectul unor specii (donorii) asupra creșterii altor specii cultivate în ghivece (receptorii), exprimat ca % diferență față de donor
(după E. I. Newman și A. D. Rovina, 1975)

Receptorii	Ao	Hl	Lp	Hr	Tr
Anthoxanthum odoratum (Ao)	+4	−9	−1	−5	−26
Holcus lanatus (Hl)	−23	−12	−22	−18	−6
Lolium perenne (Lp)	−22	−24	−25	−18	−10
Hypochaeris radicata (Hr)	−22	−30	−16	−38	−23
Trifolium repens (Tr)	+10	−8	+14	+9	0

Plantago lanceolata	nu prezintă nici un efect, nici ca donor, nici ca acceptor ;
Cynosurus cristatus	nu prezintă nici un efect ca receptori, dar are ca efect negativ (−20%) ca donor față de *Rumex acetosa* ;
Rumex acetosa	face să crească producția (+26%) la *Trifolium repens*

Deci, existența fenomenului se poate demonstra experimental, deși dimensiunile lui și semnificația nu sînt total lămurite. Cu atît mai multe sînt incertitudinile asupra mecanismului său de acțiune. În general, se pare că multe din efectele alelopatice sînt indirecte : probabil fluctuații privind activitatea populațiilor microbiene pedobionte să influențeze interacțiunile dintre plantele superioare (E. I. Newman și colab., 1977). Pe de altă parte, E. L. Rice și S. K. Pancholy (1972, 1973, 1974) au

stabilit că, o serie de compuși (taninuri, acizi fenolici, flavonoizi și cumarine) produși de plantele unui ecosistem matur (o pădure de stejar cu pini) sînt capabili să inhibe transformarea microbiană a NH_4^+ în NO_3^-, suprimînd complet activitatea lui *Nitrosomonas* la concentrații foarte joase. O explicație convenabilă a acestor fapte este că, speciile succesionale tîrzii tind să fie mai tolerante față de condițiile acide din sol, deci pentru NH_4^+ ca sursă de azot, decît speciile-pionier, din cauză că, producția de litieră face să scadă *p*H-ul solului în decursul succesiunii.

Rolul acizilor fenolici este de mare interes, deoarece ei sînt produși de degradare obișnuiți, de exemplu ai ligninei ; acizii fenolici sînt abundenți în sol și s-a descoperit că ei inhibă intens absorbția fosforului și a potasiului la orz.

Se pare că, acizii fenolici acționează și asupra funcției membranei citoplasmatice, iar terpenele volatile sînt inhibitori ai diviziunii celulare, ceea ce se întîlnește la multe toxine, de aceea inhibarea germinației este unul din efectele cele mai obișnuite. Cel mai ilustrativ ar fi în acest sens, efectul iuglonei, toxina produsă de *Juglans nigra*, care este letală pentru multe buruieni dicotiledonate, dar este ineficace față de *Rubus fruticosus* și *Poa pratensis*.

Aspectele competitive la alge sînt studiate prin prisma complexului de substanțe reglatoare eliberate în ecosistem. L. G a v r i l ă (1972) semnalează efecte algostatice la *Scendesmus* sp., respectiv stimulante la *Closterium moniliforme*, *Pediastrum granulatum* și altele. N. H e n n i n g și J.-G. K o h l (1981) identifică la o serie bogată de specii dintre *Dinophyceae*, *Chrysophyceae* și *Cyanophyceae* toxine cu efecte foarte variate algostatice sau chiar patogene și biocide.

2.4. **Secrețiile florale și adaptările lor ecologice**

Secrețiile florale s-au diferențiat progresiv, de-a lungul evoluției, evident ca mecanisme semnalizatoare în procese biologice fundamentale : în polenizare și fertilizare, în ecologia floral ă. Asemenea secrții florale sînt nectarigene, odoriferante, secreția stigmatului și a tubului polenic.

Secreția nectarigenă este bogată în zaharuri (pînă la 50 %), a căror compoziție și proporție este relativ specifică ; le însoțesc acizi organici, substanțe aromatice, precum și compuși minerali.

Osmoforele excretă parfumurile florilor. Funcționarea lor este de ordin biofizic și biochimic : are loc încărcarea lor electronegativă în raport cu țesuturile vecine, precum și variații de tensiune electrică în faza de emisie. Secrețiile sînt în majoritatea lor compuși terpenici (uleiuri eterice) și sînt foarte strict legate de specia plantei ; ele devin fluorescente în radiațiile UV solare, fiind astfel detectate de insectele polenizatoare.

Exudatul stigmatic este foarte complex și diferit (polizaharide, proteine ; alteori lipide neutre, polifenoli, aminoacizi, ceruri etc.).

Toate aceste secrții sînt stimuli fie pentru interrelațiile plante-insecte, fie pentru activitatea celulară și tisulară de corelație în fecundație și fructificare.

2.5. **Fenomene de autotoxicitate**

În interiorul aproape a oricărei populații, optimizarea relațiilor între indivizi, prin armonizarea funcțiilor lor și concordanța cu factorii de mediu într-un echilibru dinamic, se realizează de asemenea și pe cale bio-

chimică, plantele adoptînd în special două strategii : prin autointoxicare sau prin autoinhibiție hormonală.

Autotoxinele au fost consemnate încă acum patru decenii (J. B o n n e r și A. W. G a l s t o n, 1944) la plantațiile de *Parthenium argentatum* (guajacul dintre compozite) : plantele de la periferia plantației sînt întotdeauna mai viguroase și mai mari decît cele din centru. S-a găsit că exudatul radicular care conține acid trans-cinamic este responsabil de aceasta, deoarece folosit experimental el este toxic pentru *Parthenium* în proporție de 1 ppm, pe cînd față de tomate efectul toxic apare abia la 100 ppm. Asemenea efecte relevă faptul că, pentru o dominanță competitivă, forma cea mai severă este cea intraspecifică. Interesante sînt și concluziile cercetărilor experimentale efectuate de E. I. N e w m a n și A. D. R o v i r a (1975) potrivit cărora speciile care manifestă fenomenul de autotoxicitate sînt cele care tind să se dezvolte ca indivizi izolați, cum este *Plantago lanceolata*, pe cînd speciile care se întîlnesc în mod natural ca populații pure, de ex. *Holcus lanatus* sau *Asarum europaeum*, nu sînt autotoxice, ci sînt mai degrabă inhibante pentru alte specii.

Fenomenele de autointoxicare care pot fi analogate, la nivelul individului, cu influențele hormonale din procesele de diferențiere tisulară, în care se regăsește ecoul unor reacții adaptative. Amintim cîteva cazuri :

— inducția „modificărilor similare“ în celulele adiacente, în regenerarea post-traumatică, probabil dirijată de necrohormoni ; este o reacție de supraviețuire unui eveniment accidental ;

— fenomenul de inhibiție naturală a structurilor similare, cu crearea unui „cîmp inhibitor“ controlat de hormonii auxinici în competiția dintre elementele structurale în dezvoltare : numărul specific al stomatelor pe unitatea de suprafață foliară este un caracter dependent de condițiile climatice din mediu și este realizat prin crearea unui spațiu convenabil între meristemoidele formative ;

— fenomenul de inducție homeogenetică, în care elementele în curs de diferențiere pot provoca la distanță transformarea celulelor comune în elemente specializate — de ex. celulele cambiale dirijează, peste calusurile de cicatrizare, formarea fasciculelor vasculare de legătură între altoi și portaltoi, în cazul unei grefe.

Toate aceste fenomene sînt, probabil, induse mediat de „molecule semnal“ reprezentate cel mai adesea de substanțele secundare cuplate cu activitatea hormonală (J. S. M c L a r e n, 1982).

*
* *

Fără a putea epuiza o temă atît de multilaterală într-un cadru atît de restrîns, am semnalat doar aspectele mai semnificative și mai evidente. Concluzia foarte generală a celor expuse de noi, este sugerată de G. C. E v a n s (1972) care apreciază că, deosebita diversitate de forme și structuri vegetale corespunde, în esență, tot atîtor variate mecanisme fiziologice și biochimice operaționale ; prin urmare, morfologia, anatomia, fiziologia și biochimia unui organism, respectiv ale unei comunități nu pot fi reduse la modele singulare pentru a fi bine înțelese, ci se impune cuprinderea lor într-o structură de ansamblu armonios, pentru a aproxima cît mai fidel realitatea.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Björkman, O. *Ecological adaptation of the photosynthetic apparatus.* În Akoyunoglou G. (ed.), *Photosynthesis VI. Photosynthesis and Productivity. Photosynthesis and Environment.* Balaban Internat. Sci. Services, Philadelphia, Pa., 1981.

Botnariuc, N. Anal. Univ. „C. I. Parhon" București, Ser. Biol. 1964, *13* 35—44.

Botnariuc, N. *Principii de biologie generală.* Ed. Acad. R.S.R. 1967.

Botnariuc, N. *Concepția și metoda sistemică în Biologia generală.* Ed. Acad. R.S.R., București, 1976.

Brownell, P. F., Crossland C. J. Plant Physiol. 1972, *49*, 794—797.

Calvin, M., Bassham, J. A. *The Photosynthesis of Carbon Compounds.* W. A. Benjamin Inc., New York, 1962.

Deverall, B. J. *Defence Mechanism of Plants.* Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1977.

Fitter, A. H., Hay R. K. M. *Environmental Physiology of Plants.* Acad. Press. London, 1981.

Florkin, M. *Aspects Moléculaires de l'Adaptation et de la Phylogénie. Masson & C^ie* Edit., Paris, 1966.

Gavrilă, L. Bul. Cercet. Pisc., 1972, *31*, 31—38.

Gorenflot, R. Sci. et Vie, Série „Le Monde Végétal", 1978 (Mart).

Grodzinsky, A. M. *O novoi konțept, allelopatii,* În Grodzinsky, A. M (otv. red.), *Himiceskoe vzaimodeistvie rastenii,* „Naukova Dumka", Kiev, 1981.

Gietl, C., Kauss, H., Ziegler, H. Planta, 1979, *144*, 367—371.

Harborne, J. *Introduction to Ecological Biochemistry.* Acad. Press, London, 1977.

Kiss, Șt., Drăgan-Bularda, M. *Ecologia biochimică a microorganismelor producătoare de polizaharide în sol.* În, Stugren, B. (coord.), *Probleme moderne de ecologie.* Ed. Științifică și Enciclopedică, București, 1982.

Kluge, M. *Metabolism of organic acids* In, Progress in Bot., 1981, *43*, 66—73.

McLaren, J. S. *Chemical Manipulation of Crop Growth and Development* Butterworth & Co Publ. Ltd., Sevenoaks (England), 1982.

Rostand, J., Tétry, A. *La Vie,* Ed. Larousse, Paris, 1968.

Soran, V. *Ecologia biochimică a comunităților vegetale.* În, Stugren, B. (coord.), *Probleme Moderne de Ecologie,* Ed. Științifică și Enciclopedică, București, 1982.

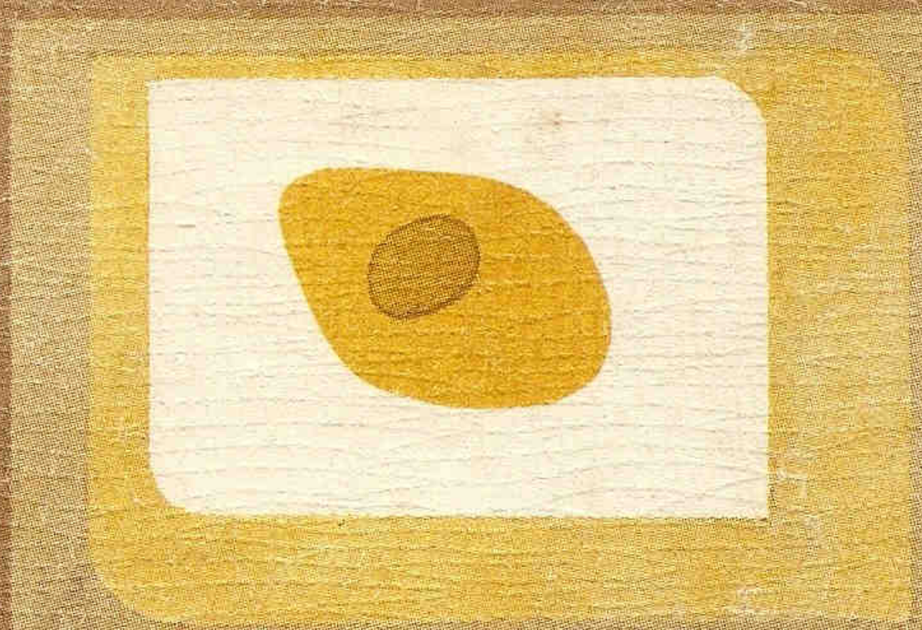
Wittenberger, C. *Eseuri de biologie teoretică.* Ed. Științifică și Enciclopedică, București, 1981.

Wolken, J. J. *Photoprocesses. Photoreceptors and Evolution.* Acad. Press, London, 1975.

Coli de tipar 27. B.T. 28.10.1983.
Format 16/70×100. Apărut 1983.

I. P. „Oltenia" Craiova
Str. M. Viteazul, nr. 4
Republica Socialistă România
Plan 7274/173/1983

EDITURA DIDACTICĂ ȘI PEDAGOGICĂ – BUCUREȘTI



Lei 37